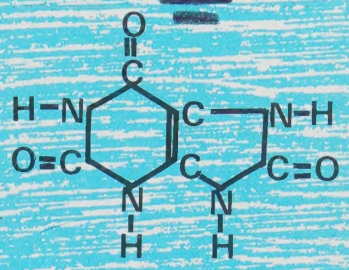
Jacques DAGUZAN



RECHERCHES SUR LES *LITTORINIDAE*

UNIVERSITÉ DE RENNES - 1975

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553611_0009

SÉRIE : A
N° D'ORDRE : 202
N° DE SÉRIE : 58
N° AUX ARCHIVES DU CENTRE
DE DOCUMENTATION DU C.N.R.S
A.O. 10. 897

THESE

présentée

A L'UNIVERSITÉ DE RENNES
FACULTÉ DES SCIENCES BIOLOGIQUES

pour obtenir

Le grade de Docteur ès-Sciences
(Mention Sciences Biologiques)

par

Jacques DAGUZAN

Contribution à l'écologie des *Littorinidae* (Mollusques Gastéropodes Prosobranches); recherches écophysiologiques chez quatre espèces : *Littorina neritoides* (L.), *Littorina saxatilis* (Olivi), *Littorina littorea* (L.) et *Littorina littoralis* (L).

Soutenue le 4 Février 1975 devant la Commission d'Examen

MM.	P. RAZET	Professeur à l'Université de Rennes Directeur de la Faculté des Sciences Biologiques.	Président
	P. CREAC'H	Professeur à l'Université de Bordeaux I	Examinateurs
	J. BERGERARD	Professeur à l'Université de Paris XI Directeur de la Station Biologique de Roscoff.	Examinateurs
	A. FRANC	Professeur à l'Université de Paris VI.	Examinateurs
	W. STREIFF	Professeur à l'Université de Caen	Examinateurs
	J.C. LEFEUVRE	Professeur à l'Université de Rennes	Examinateurs

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

UNIVERSITE DE RENNES

.....

U.E.R. SCIENCES ET PHILOSOPHIE

.....

Doyens Honoraires

M. MILON Y.
M. TREHIN R.
M. SCHMITT M.
M. LE MOAL H.
M. MARTIN Y.
M. BOCLE J.

Professeurs Honoraires

M. FREYMANN R.
M. HAGENE P.
M. ROHMER R.
M. TREHIN R.
M. SALMON - LEGAGNEUR F.
M. des ABBAYES H.
M. MILON Y.

Maîtres de Conférences Honoraires

M. GRILLET L.
M. LECRECQ A.

Mathématiques

Professeurs

M. GUERINDON Jean
M. METIVIER Michel
M. GIORGIUTTI Italo
M. TOUGERON Jean-Claude
M. MIGNOT Alain
M. HOUDEBINE Jean
M. KEANE Michaël
M. BOULAYE Guy

Maîtres de Conférences & Chargés de Cours

M. BERTHELOT Pierre
M. BREEN Lawrence
M. CAMUS Jacques
M. CONZE Pierre
M. FERRAND Daniel
M. GUIVARC'H Yves
M. LE GOUPIL Jean
M. LERMAN Israël
M. NEDELEC Jean-Claude
M. TRILLING Laurent
M. VERJUS Jean-Pierre

Physique

M. VACHER Michel
M. VIGNERON Léopold
M. LE BOT Jean
Mme ROBIN née SALOMOND
M. ROBIN Stéphane
M. LE MONTAGNER Serge
M. MEVEL Jean-Yves
M. MEINNEL Jean
M. REGENSTREIF Edouard
M. BRUN Pierre
M. LE ROUX Emile
M. DUBOST Gérard
M. ARQUES Pierre-Yves
M. HAEUSLER Claude
M. NUSIMOVICI Michel

M. GUIDINI J.
M. DECAMPS E.A.

Professeurs	Maîtres de Conférences & Chargés de Cours

Chimie

M. VENE Jean	M. TALLEC André
M. LE MOAL Henri	
M. LEVAS E.	
M. PELTIER Daniel	
M. PRIGENT J.	
M. FOUCAUD André	
M. LANG Jean	
M. CARRIE R.	
M. GUERILLOT Claude-Roger	
M. KERFANTO Michel (E.N.S.C.R.)	
M. DABARD René	
M. GRANDJEAN Daniel	
M. LUCAS Jacques	
M. MARTIN Guy	

Chimie Biologique

M. JOUAN Pierre	
M. DUVAL Jacques	

Géologie

M. COGNE Jean	M. HAMEURT Jean-Marie
Melle DURAND Suzanne	M. LARDEUX Hubert
M. BOILLOT Gilbert	

Zoologie

M. RICHARD Gaston	M. CALLEC Jean-Jacques
M. MAILLET Pierre	
M. RAZET Pierre	
M. FOLLIOT Roger	
M. ALLEGRET Paul	
M. MANIEY Jacques	
M. JOLY Jean-Marie	
M. LEFEUVRE J.C.	

Botanique

M. VILLERET Serge	M. TOUFFET Jean
M. CLAUSTRES Georges	
Melle GOAS Gabrielle	
Melle GOAS Marie	
Mme LEMOINE Cécile	

Philosophie

M. ORTIGUES Edmond	M. JACQUES Francis
	M. BEYSSADE Jean-Marie

REMERCIEMENTS

Monsieur le Professeur RAZET, *m'a accueilli dans son laboratoire et m'a permis d'y travailler dans les meilleures conditions. C'est grâce à ses critiques, ses encouragements et à la confiance qu'il m'a témoignée que cette thèse a pu être menée à bien. Je le remercie d'avoir suscité en moi cet intérêt profond pour les problèmes écophysiologiques relatifs à l'excrétion azotée des animaux. Qu'il soit assuré de ma profonde reconnaissance et de mon grand attachement.*

Monsieur le Professeur CREAC'H *m'a fait l'honneur, malgré ses lourdes charges, de juger mon travail. J'ai sollicité ses critiques en raison de sa haute compétence biochimique. Je suis très sensible et très honoré qu'il ait accepté de faire partie de ce jury.*

Je tiens à remercier également très vivement Monsieur le DOYEN BERGERARD *qui a su montrer un intérêt bienveillant à mes recherches. J'ai toujours trouvé auprès de lui le meilleur accueil et pu tirer le plus grand profit de ses critiques. Qu'il soit assuré de ma profonde reconnaissance.*

Je prie Monsieur le Professeur FRANC *de trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance et mes sincères remerciements pour l'amabilité avec laquelle il m'a toujours reçu dans son laboratoire et pour les conseils critiques du plus haut intérêt qu'il m'a prodigués.*

Monsieur le Professeur STREIFF *a manifesté un profond intérêt pour mon travail et a bien voulu accepter de juger ce mémoire. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude et de ma sincère reconnaissance.*

Monsieur le Professeur LEFEUVRE *s'est, depuis le tout début, intéressé à mes recherches. Ses conseils, ses encouragements et ses critiques me furent toujours très précieux. Je suis heureux de lui exprimer ici mes très vifs remerciements.*

*Je tiens également à remercier tous les Professeurs biologistes de l'*Université de RENNES, *dont la bienveillance amicale et parfois l'esprit critique, m'ont été d'un puissant secours.*

Je ne saurais également oublier tous ceux qui, de près ou de loin, m'ont apporté leur aide et leurs encouragements dans la réalisation de ce travail. Qu'ils trouvent ici l'expression de mon amicale reconnaissance.

Messieurs BADOUL et STEINHART, Aides-Techniques, *m'ont accompagné et aidé dans chacune des sorties sur le terrain, avec l'esprit de collaboration et le dévouement qui les caractérisent.*

Le travail d'analyse biochimique a été réalisé avec la collaboration technique de Mademoiselle LE PIVER, Aide-Biologiste C.N.R.S., *dont j'ai pu apprécier l'efficacité et la compétence.*

Madame BRIENT, Aide Technique et Monsieur STEINHART *ont assuré avec un soin minutieux et beaucoup de dévouement la présentation dactylographique et les illustrations photographiques de cette thèse.*

Je remercie également Madame MEREL et Monsieur ALIX *qui m'ont aidé dans ma tâche.*

Enfin, je suppose que malgré moi, j'ai pu omettre quelque service, quelque manifestation amicale. Je demande que l'on veuille bien m'en excuser et j'espère avoir dans tous les cas, plus l'occasion d'exprimer ma reconnaissance par des actes que par de vaines paroles.

L'impression définitive a été réalisée par le service OFFSET *du Complexe Scientifique de RENNES-BEAULIEU.*

" Depuis longtemps les morphologistes ont étudié les variations de la forme des êtres en fonction des conditions de leur vie et ont fait, avec cette idée directrice, une ample moisson de découvertes ; on peut espérer que les physiologistes, en utilisant la même idée pour l'étude des phénomènes chimiques de la vie, arriveront à des résultats intéressants ".

(DELAUNAY, 1934)

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les Littorines sont des Mollusques Gastéropodes, appartenant à la sous-classe des Prosobranches ou Streptoneures, à l'ordre des Mésogastéropodes (1) et à la super-famille des *Littorinoidea* (GRAY, 1840) qui groupe les familles des *Lacunidae* (GRAY, 1857), *Littorinidae* (GRAY, 1840), *Pomatiasidae* (GRAY, 1852) et *Chondropomidae* (HENDERSON et BARSTCH, 1920).

Les *Littorinidae*, selon FRANC (1968), se définissent comme des Prosobranches possèdant : " *une coquille turbinée, à spire aigue ou basse , à paroi assez épaisse, lisse ou à sculpture spiralée parfois forte, simple ou compliquée de nodules, de pointes, à ombilic nul ou en partie recouvert par la callosité columellaire; un opercule paucispiré ; une radula très longue ; un système nerveux pédieux comportant une commissure* ". Cette famille comporte plusieurs genres dont celui qui nous intéresse particulièrement : *Littorina* (de FERUSSAC, 1821), caractérisé par : " *une coquille turbinée solide, sub-conique ou sub-globuleuse, à spire courte, à surface lisse ou striée, à péristome entier, à lèvre externe à bord vif, à columelle élargie et imperforée ; un opercule piriforme, corné, comportant peu de tours de spire et à nucleus excentré* " (FORBES et HANLEY, 1853).

---

(1) Selon THIELE (1925).

Sur le littoral armoricain, les *Littorinidae* sont représentés par plusieurs espèces : *Littorina neritoides* (Linné, 1763), *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792), *Littorina littorea* (Linné, 1767), *Littorina littoralis* (Linné, 1767) (= *L. obtusata*) et *Littorina mariae* Sacchi et Rastelli, 1966. De plus, certaines espèces telles que *Littorina littoralis* et *Littorina saxatilis* présentent diverses sous-espèces ou variétés, en particulier *L. saxatilis* subsp. *rudis* (MATON, 1838).

La famille des *Littorinidae* est très intéressante au point de vue de la phylogénie des Mollusques Gastéropodes, tant par le mode de reproduction de ses représentants que par leurs adaptations, plus ou moins importantes, à la vie terrestre.

NEEDHAM (1938), dosant l'acide urique accumulé chez un certain nombre d'espèces de Prosobranches et de Pulmonés, trouve que le taux en est plus ou moins important, selon que les formes sont terrestres, dulçaquicoles ou marines, et constate que le siège de cette accumulation est la néphridie ou rein. En se basant sur ces résultats, il essaie d'établir la généalogie du groupe (Fig.1) .

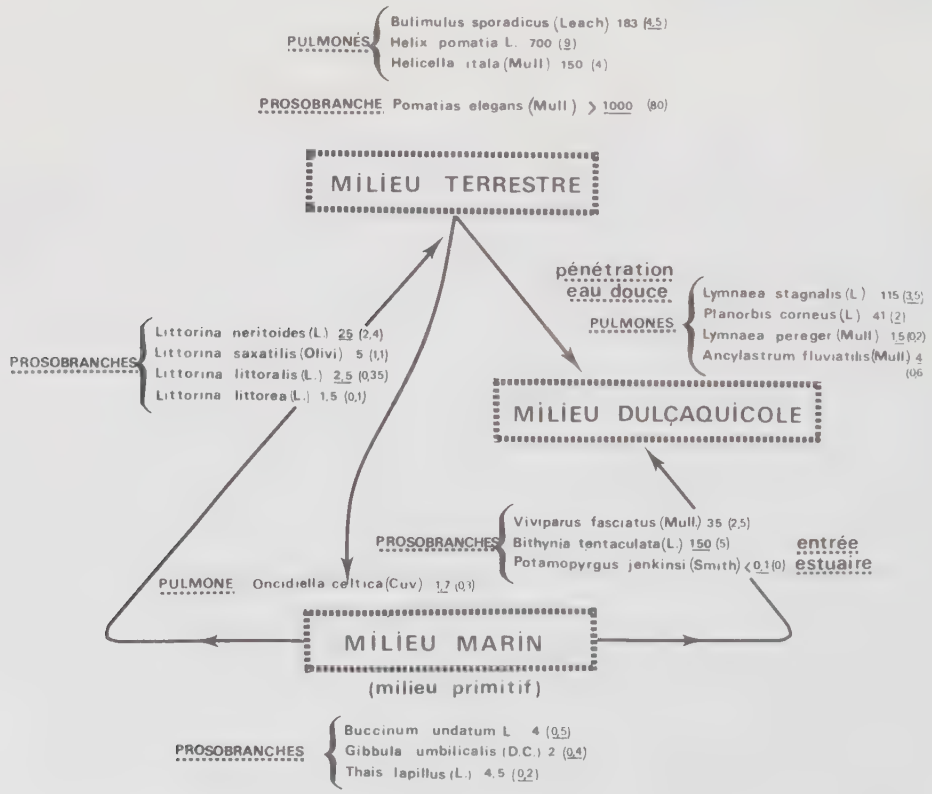


Fig. 1 - Phylogénie et uricotélisme chez les Gastéropodes.
(selon NEEDHAM, 1938)
(les nombres indiquent la quantité d'acide urique présent, en mg/g poids sec, dans le corps de l'animal et dans la néphridie (entre parenthèses) ; quand le nombre est souligné, c'est qu'il est déterminé par le calcul et non expérimentalement).

Selon cet auteur, les Gastéropodes primitifs étaient tous marins ; puis, ils sont devenus soit plus ou moins terrestres (Prosobranches : *Littorinidae, Pomatiasidae ;* Pulmonés : *Helicidae*), soit plus ou moins dulçaquicoles en remontant les estuaires (Prosobranches : *Viviparidae, Bithyniidae, Hydrobiidae*). Ultérieurement, certains d'entre eux devenus terrestres auraient de nouveau regagné le milieu marin initial (Pulmonés : *Oncidiella celtica*) ou conquis le milieu dulçaquicole (Pulmonés : *Lymnaeidae, Planorbiidae, Ancylidae*). Pendant cet éloignement du milieu marin, on aurait assisté à une disparition plus ou moins marquée de l'excrétion de type ammoniotélique et à l'installation d'un uricotélisme (rejet d'acide urique). NEEDHAM affirme qu'une semblable évolution s'observe,dans une certaine mesure, chez les *Littorinidae*, dont les espèces les plus affranchies du milieu marin montrent la prédominance d'une excrétion de type uricotélique.

Les travaux relatifs à l'excrétion azotée des Prosobranches marins étant pratiquement inexistants, il nous a paru intéressant de considérer une seule famille, les *Littorinidae*, et d'effectuer des recherches sur l'écophysiologie de son excrétion azotée. Nous ne nous sommes particulièrement intéressé qu'aux espèces les plus connues : *L. neritoides*, *L. saxatilis*, *L. littorea*, et *L. littoralis*, dont les caractères distinctifs sont donnés par FRETTER et GRAHAM (1962) (Tabl. 1 ; Pl. I).

Caractères	*L.neritoides*	*L. saxatilis*	*L.littoralis*	*L.littorea*
Spire	haute	haute	obtuse	haute
Columelle	foncée	légèrement foncée	légèrement foncée	blanche
Jonction de la lèvre externe avec le corps spiral.	aigue	rectangulaire	aigue	aigue
Périostracum	lèvre à l'ouverture	non visible	non visible	non visible
Raies noires sur les tentacules.	longitudinales	longitudinales	longitudinales	transversales
Reproduction	ovipare	vivipare	ovipare	ovipare

Tabl. 1 : Principaux critères de détermination des *Littorinidae* étudiés.
(selon FRETTER et GRAHAM, 1962)

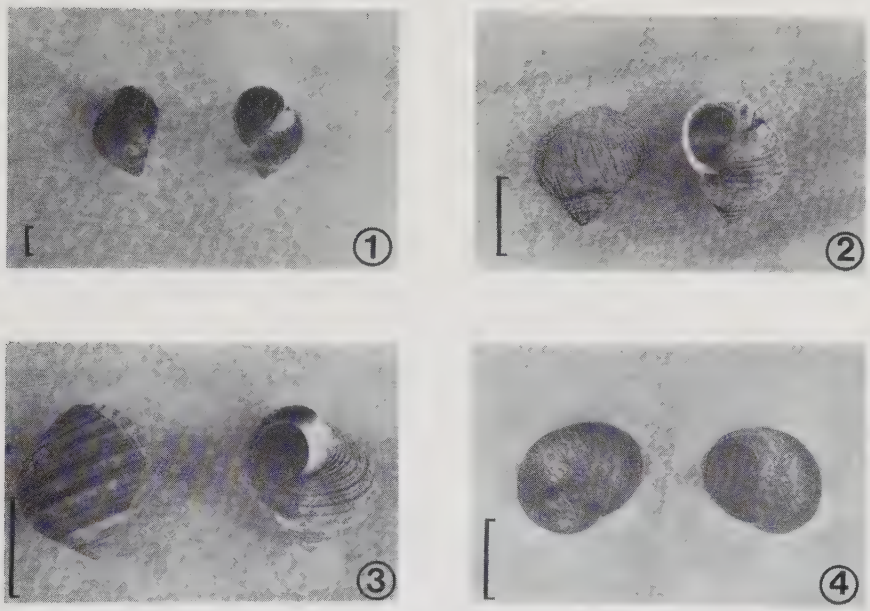
Nous avons donc été amené à diviser ce travail en deux parties. La première est consacrée à l'étude de la biologie et de l'écologie des Littorines de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan) (Tabl. 2). Nous avons étudié également la croissance et la longévité des sujets appartenant aux espèces signalées vivant dans la station prospectée ; en effet, nous avons considéré que nous devions pouvoir déterminer l'âge des individus de toutes tailles que nous serions amené à prélever en vue des recherches écologiques ou écophysiologiques.

La seconde partie est consacrée à des recherches écophysiologiques relatives aux problèmes de l'eau et de l'excrétion azotée chez les *Littorinidae*. Elle fait appel à un certain nombre de techniques, les unes d'utilisation courante, les autres originales. Dans cette étude, on s'efforcera de voir si la teneur en eau et l'excrétion azotée sont influencées par les facteurs abiotiques et biotiques.

Dates	Coefficients de la marée	Dates	Coefficients de la marée	Dates	Coefficients de la marée
10 Juillet 1964	96	3 Juin 1966	88	21 Juillet 1970	100
9 Août	98	21 Juin	85	18 Août	107
8 Septembre	100	4 Juillet	76	17 Septembre	116
23 "	101	22 "	90	15 Octobre	110
6 Octobre	99	2 Septembre	84	12 Novembre	94
22 "	106	16 "	116	14 Décembre	81
3 Novembre	88	14 Octobre	112	12 Janvier 1971	78
20 "	105	31 "	87	12 Février	85
4 Décembre	80	14 Novembre	100	26 Mars	104
18 "	91	29 "	84	26 Avril	107
4 Janvier 1965	75	12 Décembre	89	13 Mai	77
19 "	101	29 "	84	10 Juin	78
2 Février	77	27 Janvier 1967	92	9 Juillet	82
19 "	100	27 Février	112	9 Août	105
5 Mars	92	13 Mars	88	20 Septembre	87
19 Mars	106	28 Mars	116	21 Octobre	83
3 Avril	99	10 Avril	86	18 Novembre	78
16 "	100	25 "	113	20 Décembre	79
3 Mai	100	22 Mai	96	31 Janvier 1972	89
15 "	89	22 Juin (o)	86	29 Février	89
1 Juin	96	23 Octobre 1968	108	16 Mars	111
30 "	94	21 Novembre	102	13 Avril	102
31 Juillet	100	19 Décembre	91	15 Mai	97
29 Août	107	20 Janvier 1969	98	14 Juin	87
13 Septembre	90	18 Février	104	12 Juillet	91
26 "	110	20 Mars	101	28 Août	101
25 Octobre	104	17 Avril	95	8 Septembre	94
23 Novembre	91	2 Mai	98	10 Octobre	82
10 Décembre	93	2 Juin	93	23 "	109
23 "	78	3 Juillet	89	22 Novembre	102
11 Janvier 1966	88	28 Août	105	22 Décembre	97
24 "	77	26 Septembre	106	10 Janvier 1973	74
8 Février	107	13 Octobre	98	7 Février	92
22 "	84	11 Novembre	95	8 Mars	100
8 Mars	114	9 Décembre	87	5 Avril	106
24 "	90	23 Janvier 1970	74	4 Mai	102
6 Avril	113	25 Février	85	1 Juin	94
22 "	91	9 Mars	114	2 Juillet	99
5 Mai	103	22 Avril	91	14 Septembre	98
16 "	43	22 Mai	87	26 "	98
20 "	85	22 Juin	87	15 Octobre	95

Tabl. 2 : Dates et coefficients des marées effectuées à Penvins (1964-1973)

(o) interruption due au service national.



Différentes espèces de Littorines étudiées.

1- *Littorina neritoides* (L.)
2- *Littorina saxatilis* (Olivi)
3- *Littorina littorea* (L.)
4- *Littorina littoralis* (L.)

PLAN GÉNÉRAL

Première partie : RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE ET L'ECOLOGIE.

Chapitre I : LA POINTE ROCHEUSE DE PENVINS.

Situation géographique.
Géologie.
Profil du rocher.
Climat.
Hydrologie.
Végétation du domaine rocheux intertidal.

Chapitre II : REPARTITION DES DIFFERENTS MOLLUSQUES EN FONCTION DU MODE ET DU NIVEAU COTIDAL . CAS PARTICULIER DES LITTORINES .

Méthode de travail.
Répartition en mode semi-battu.
Répartition en mode battu.
Répartition en mode abrité.
Essai d'explication de la répartition des Mollusques inféodés au substrat rocheux. Cas des Littorines.
Conclusion.

Chapitre III : CROISSANCE ET LONGEVITE.

Introduction.
Techniques utilisées.
Croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome.
Influence du niveau cotidal et du mode sur la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome.
Croissance linéaire absolue et longévité.
Conclusion.

Chapitre IV : BIOLOGIE DU DEVELOPPEMENT ET EVOLUTION DEMOGRAPHIQUE.

Principales caractéristiques des biotopes à *Littorinidae*.
Données auto-écologiques, structure et dynamique de populations de *Littorina neritoides* (L.).
Données auto-écologiques, structure et dynamique de populations de *Littorina saxatilis* (Olivi).
Données auto-écologiques, structure et dynamique de populations de *Littorina littorea* (L.).
Données auto-écologiques, structure et dynamique de populations de *Littorina littoralis* (L.).
Conclusion.

Deuxième partie : RECHERCHES ECOPHYSIOLOGIQUES : PROBLEMES DE L'EAU ET DE L'EXCRETION AZOTEE.

Données générales sur l'excrétion azotée chez les animaux.

Rappel des travaux antérieurs concernant l'excrétion azotée des Gastéropodes Prosobranches et, en particulier, des Littorines.

Chapitre V : MATERIEL ET TECHNIQUES.

Matériel animal.

Techniques analytiques.

Méthode de récolte des excreta.

Détermination de la teneur en eau.

Expression des résultats.

Chapitre VI : EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU DES TISSUS ET FACTEURS ABIOTIQUES.

Métabolisme de l'eau et osmorégulation chez les Gastéropodes Prosobranches marins et, en particulier, les *Littorinidae*.

Excrétion azotée, teneur en eau et cycle de la marée.

Excrétion azotée, teneur en eau et durée d'exondation.

Excrétion azotée, teneur en eau et cycle saisonnier.

Autres facteurs écologiques pouvant influer sur l'excrétion azotée des Littorines.

Conclusion.

Chapitre VII : EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU DES TISSUS ET FACTEURS BIOTIQUES.

Excrétion azotée, teneur en eau et âge.

Excrétion azotée, teneur en eau et sexe.

Excrétion azotée, teneur en eau et cycle reproducteur.

Conclusion.

Chapitre VIII : ORGANES IMPLIQUES DANS L'EXCRETION AZOTEE.

Appareil excréteur.

Formation de l'urine.

Principaux organes intervenant dans l'excrétion azotée chez *Littorina littorea* (L.) adulte.

Conclusion.

CONCLUSION GENERALE.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

TABLE DES MATIERES.

Première partie

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE

Dans cette première partie relative à la biologie et à l'écologie des *Littorinidae*, nous nous proposons de décrire d'abord la station étudiée, à savoir la pointe rocheuse de Penvins et de préciser de façon aussi complète que possible, ses caractéristiques topographiques, climatiques, hydrologiques, etc... Puis, sera entreprise l'étude de la répartition des Mollusques intertidaux et, en particulier des Littorines, inféodés au substrat rocheux. Il sera alors nécessaire, avant d'entreprendre des recherches approfondies sur la biologie du développement et l'évolution démographique des diverses Littorines, de connaître parfaitement la croissance et la longévité de chacune d'elles.

On peut considérer que logiquement l'étude de la croissance et de la longévité devrait être mise tout au début de cette partie ou intégrée dans le dernier chapitre. Néanmoins, nous l'avons volontairement placée à l'endroit choisi, car, d'une part, elle tient compte des résultats acquis à la suite de l'étude de la répartition des Littorines dans leur biotope et, d'autre part, elle est indispensable pour les recherches sur le développement et l'évolution démographique.

Chapitre I

LA POINTE ROCHEUSE DE PENVINS.

Avant d'entreprendre l'exposé de nos recherches sur l'écologie et l'écophysiologie des Littorines de la pointe rocheuse de Penvins, il est nécessaire de fournir un aperçu sur les caractéristiques topographiques, géologiques, climatiques et hydrologiques, ce qui permettra de définir brièvement le milieu dans lequel vivent nos animaux, aussi bien dans son aspect géographique que dans ses variations saisonnières.

A - SITUATION GEOGRAPHIQUE.

La pointe rocheuse de Penvins est située sur le littoral sud de la presqu'île de Rhuys qui ferme, au sud, le Golfe du Morbihan et ne laisse qu'un étroit goulet entre la pointe rocheuse de Port-Navalo et celle de Kerpenhir . Elle se trouve à 20 kilomètres de Vannes et à 12 kilomètres environ de la Station de Biologie marine de Bailleron (Golfe du Morbihan).

Cette pointe sépare l'anse de la Grique, à l'est, de l'anse de la Chapelle, à l'ouest ; c'est sur cette dernière que nous avons effectué nos principales observations et récoltes d'animaux (Pl. II : 1, 2 ; fig. 2 et 3).

Fig. 2 - Carte du littoral morbihannais.

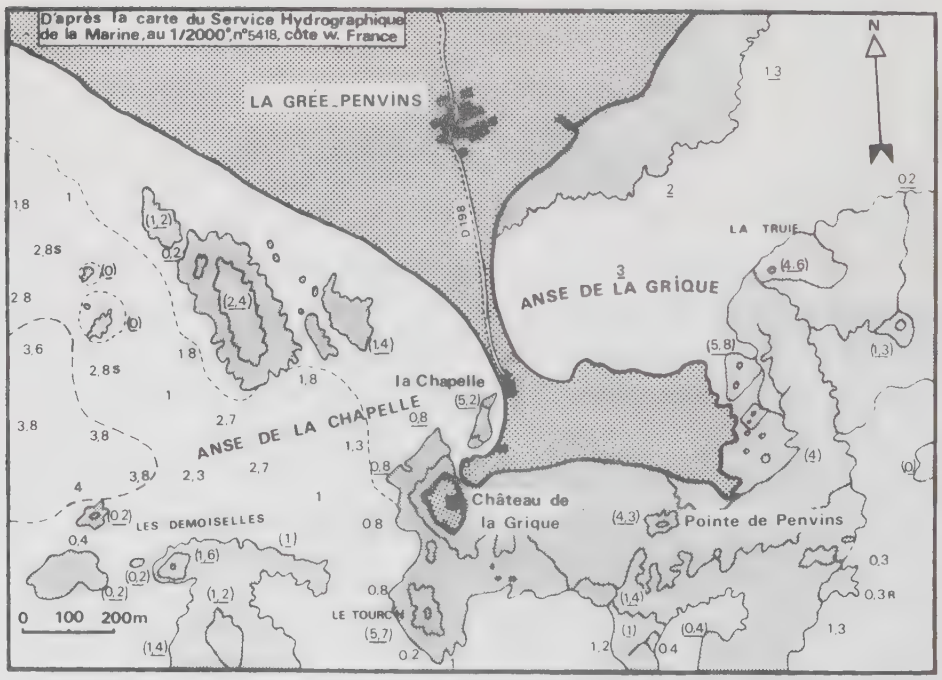


Fig. 3 - Carte de la pointe de Penvins (Morbihan).

Photo 1 : Vue générale de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan).

Photo 2 : Vue rapprochée du secteur étudié.

Reproduction gracieuse des éditeurs Artaud de Nantes (44) ; photographies prises par Monsieur LE COLLEN, pilote photographe à l'aéroport de Bordeaux-Mérignac (33)

B - GEOLOGIE.

L'anticlinal de Rhuys présente des micaschistes dans sa partie méridionale, puis des migmatites dans ses parties occidentale et septentrionale (COGNE, 1960).

A Penvins, les rochers sont formés de micaschistes à deux micas et de gneiss dus au métamorphisme et ayant pris naissance aux dépens des séries briovériennes, à une époque mal déterminée, antérieure au Carbonifère et peut-être au Silurien (fig. 4).

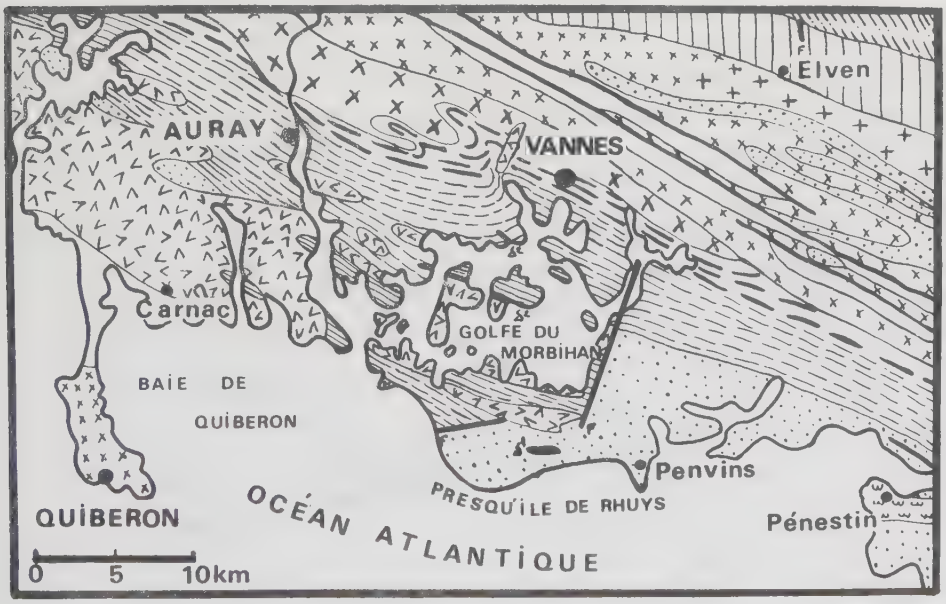


Fig. 4 - Carte structurale de la région de Vannes.
(d'après J.COGNE, 1960)

Cycle orogénique "primitif" :

- Micaschistes à biotite et muscovite (micaschistes inférieurs).
- Granite gneissique de Lanvaux.
- Gneiss potassiques.
- Amphibolites.
- Pyroxénites.

Recouvrement sédimentaire récent :

- Tertiaire et quaternaire.

Cycle orogénique Hercynien :

- Cambro-silurien (séries paléozoïques).
- Embréchites.
- Anatexites.
- Granite d'anatexie.
- Granite tardi-migmatique.
- Granites à muscovite, faciès fin syntectonique.
- Granites à muscovite, faciès grossier.
- Failles.
- Mylonites.

C - PROFIL DU ROCHER.

Pour établir le profil de la pointe rocheuse de Penvins, nous avons utilisé l'Océan lui-même , en suivant son retrait au cours de la marée descendante et en marquant les emplacements successifs (Tabl. 3).

Arrivant sur la pointe rocheuse au moment de l'étale de pleine mer, nous avons d'abord choisi une direction bien définie et l'avons suivie au cours de toute l'opération. Ensuite, un premier piquet d'acier a été planté au ras de l'eau (A) . Une demi-heure plus tard, nous enfoncions un second piquet (B) et ainsi de suite jusqu'au début de l'étale de basse mer. Le retrait de la mer étant ainsi jalonné de 30 minutes en 30 minutes, nous étions en possession de données qu'il restait à utiliser. Connaissant la distance qui séparait deux piquets consécutifs grâce à un double décamètre et l'angle de pente grâce à un appareil mis au point dans notre laboratoire (Fig.5), il nous était facile d'établir, aussi approchant que possible, le profil de la pointe rocheuse passant par différents points (Fig. 6).

En modes (1) abrité et semi-battu, nous avons choisi l'endroit où la pente semblait être moyenne.

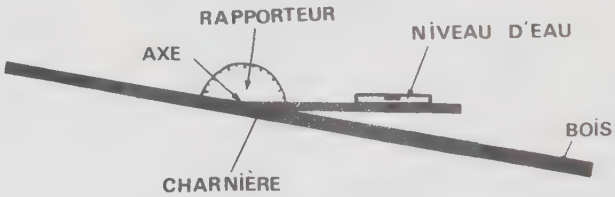


Fig. 5 - Appareil de mesure de pente.

Pour le rocher du Tourc'h, correspondant à un mode particulièrement battu (à marée haute de vive eau, il n'émerge que de 50 cm environ), nous avons été obligé de prendre des points de repères pendant les cinq premières heures de la marée descendante, car il nous était impossible d'y accéder, le rocher étant entouré complètement par la mer.

---

(1) Le mode est un terme employé en écologie marine pour qualifier l'intensité des actions hydrodynamiques superficielles d'une station considérée ; tous les intermédiaires existent, évidemment, entre les modes très abrité et très battu.

Repères	Cote en mètres au-dessus du zéro des cartes marines.	Temps d'exondation par marée, en heures.	Délai d'émersion après l'heure de la haute mer, en heures.	Délai d'immersion après l'heure de la basse mer, en heures.
Piquets				
A	6,05	12h45 mn	0h31 mn	6h01 mn
B	5,85	11h59	0h31	5h46
C	5,64	10h59	1h01	5h16
D	5,40	9h59	1h31	4h46
E	5,10	8h59	2h01	4h16
F	4,60	7h59	2h31	3h46
G	3,92	6h59	3h01	3h16
H	2,99	5h59	3h31	2h46
I	1,91	4h59	4h01	2h16
J	1,61	3h59	4h31	1h46
K	1,33	2h59	5h01	1h16
L	1,09	1h59	5h31	0h46
M	0,85	0h59	6h01	0h16
N	0,80	0h27	6h17	

N.B. : *étale de basse-mer de 27 minutes ; étale de haute-mer de 16 minutes.*

Tabl. 3 : Hauteurs d'eau et temps d'émersion pour chaque repère de niveau.
(11 février 1966, coefficient 76)

Cela a permis de connaître également, pour chacun des points donnés et, pour chaque marée, les heures de l'émersion et de l'immersion et, par-la même, la durée de l'exondation (Tabl. 3).

Cette série de mesures a été conduite deux autres fois (17 septembre 1970, coefficient 116 ; 14 juin 1972, coefficient 87) ; les résultats enregistrés étaient tout à fait comparables avec ceux obtenus précédemment . C'est à la mi-marée que la mer monte, ou descend, le plus rapidement, ce phénomène étant beaucoup plus prononcé que sur la côte nord armoricaine.

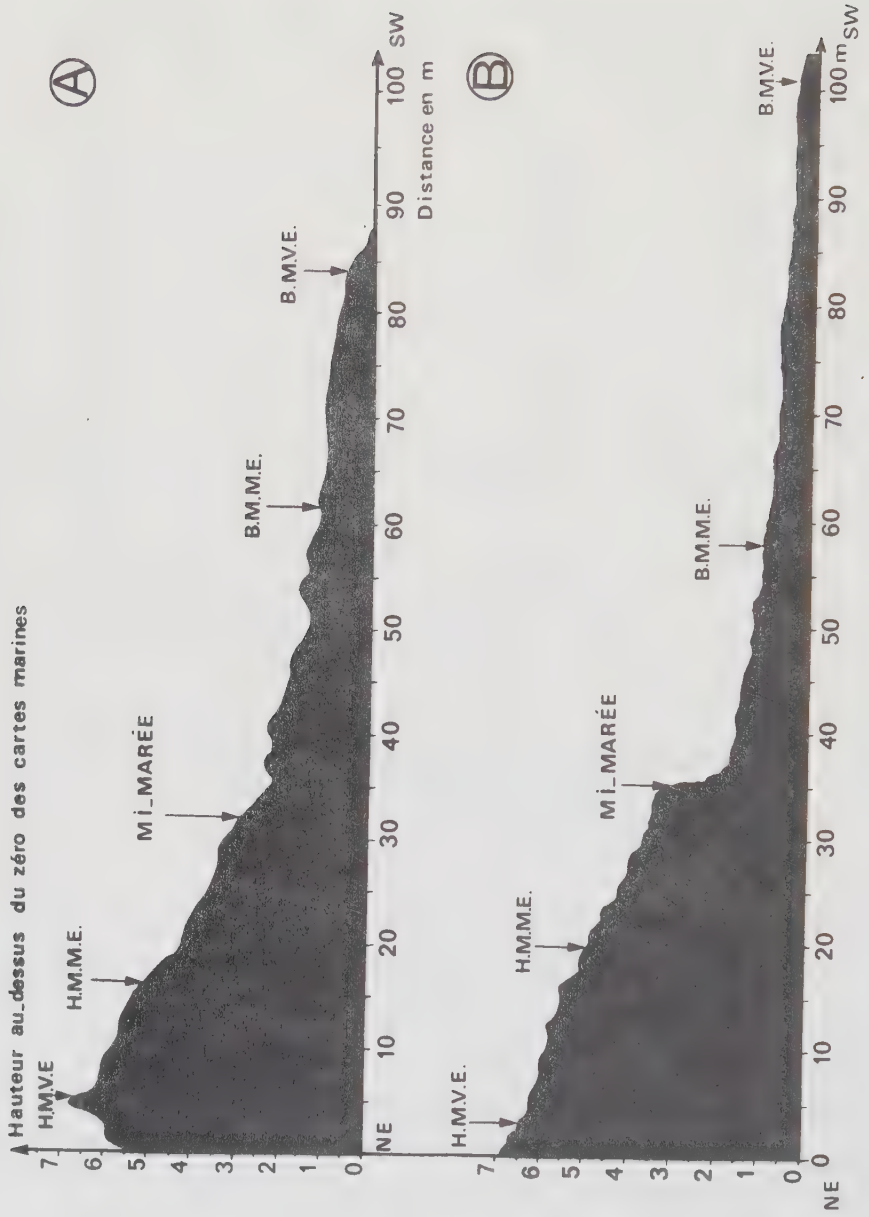


Fig. 6 - Profil du rocher : A - rocher du Tourc'h (mode battu).
B - rocher au bas des ruines du chateau de la Grique (mode semi-battu).

H.M.V.E. : Pleine mer de vive eau ; H.M.M.E. : Pleine mer de morte eau.
B.M.V.E. : Basse mer de vive eau ; B.M.M.E. : Basse mer de morte eau

D - CLIMAT.

Le climat de la région se caractérise par une température relativement douce, une forte humidité due à une pluviosité répartie sur un long laps de temps et des vents le plus souvent de forte intensité (1). Ces caractéristiques climatiques sont intéressantes au point de vue biogéographique , car elles permettent une remontée d'une faune et d'une flore terrestres à tendance méditerranéenne, sur le bande côtière s'étendant de la Vilaine au Golfe du Morbihan .

Nous avons dissocié, en vue de la clarté de l'exposé, les divers facteurs, compte tenu de la complexité de leurs interactions et de leurs effets sur le milieu aquatique.

1) Température.

La température moyenne de l'air présente un régime thermique annuel bien tranché, avec un minimum de + 5 à + 6° C en hiver et un maximum de 18 à 21° C, en été (Fig.7). La température minimale moyenne varie entre + 2 à + 3°C et + 13 à + 15° C,tandis que la température maximale moyenne oscille entre + 8 à + 9° C et + 22 à + 27° C . Cette relative douceur de température s'explique surtout par la présence de l'Océan qui joue le rôle de " tampon thermique ".

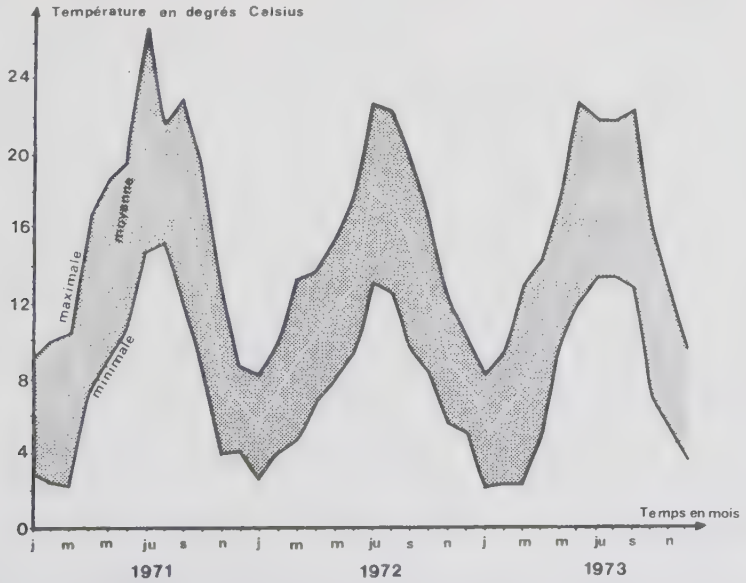


Fig. 7 - Température enregistrée à Penvins au cours de la période 1971-1973.

(1) Nous tenons à remercier M. J. RENAC, correspondant météorologiste de la Station de VANNES, qui a bien voulu nous transmettre, chaque mois, de 1961 à 1973 inclus, les relevés météorologiques que nous lui avions demandés.

Si l'on considère la température à divers moments de la journée (Fig. 8), on constate qu'elle présente une valeur minimum vers 7 heures et une valeur maximum vers 13 heures. L'amplitude des variations de la température journalière est surtout importante en été et en hiver, alors qu'elle l'est beaucoup moins au printemps et en automne.

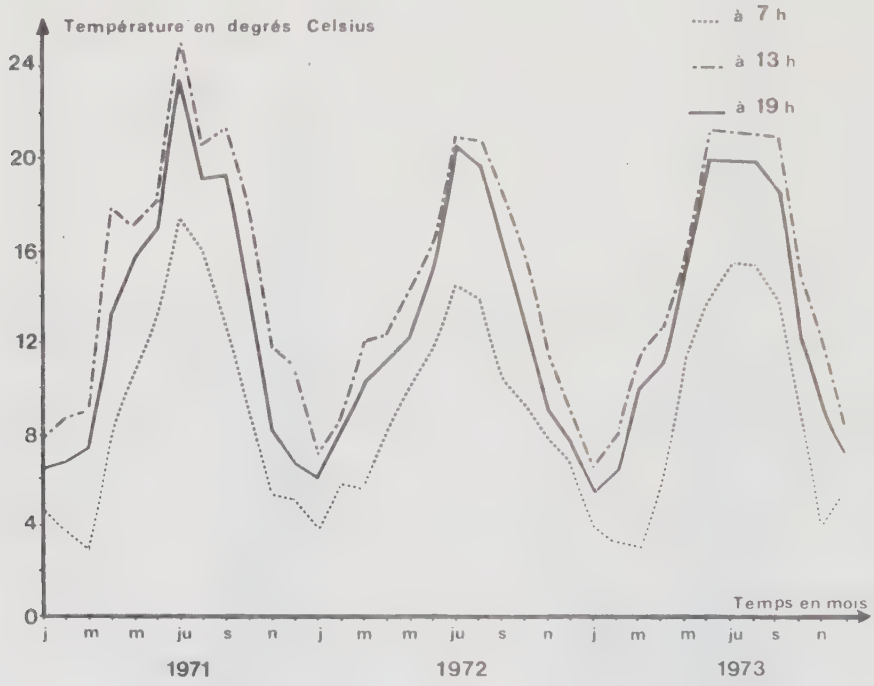


Fig. 8 - Variations de la température au cours de la journée à Penvins (1971-1973).

Au cours des trois dernières années (1971,1972,1973), les températures extrêmes enregistrées sont :-6,0° C (7.3.71) et + 34,2° C (9.7.71).

2) Pluviosité.

La pluviosité est inégalement répartie selon les saisons. Les averses sont très fréquentes surtout au printemps et en automne (Fig.9) . Le nombre de jours de pluie, par an, varie entre 125 et 160 environ selon les années . Les relevés météorologiques montrent que les précipitations annuelles sont, en

général, aussi faibles à Penvins (600 à 850 mm environ) que sur la Côte d'Azur (725 mm), mais la pluie tombe d'une façon continue durant plusieurs heures , sous forme de crachin donnant l'impression d'une abondance plus grande. De plus, l'eau pluviale conditionne le milieu aquatique littoral par ses multiples effets.

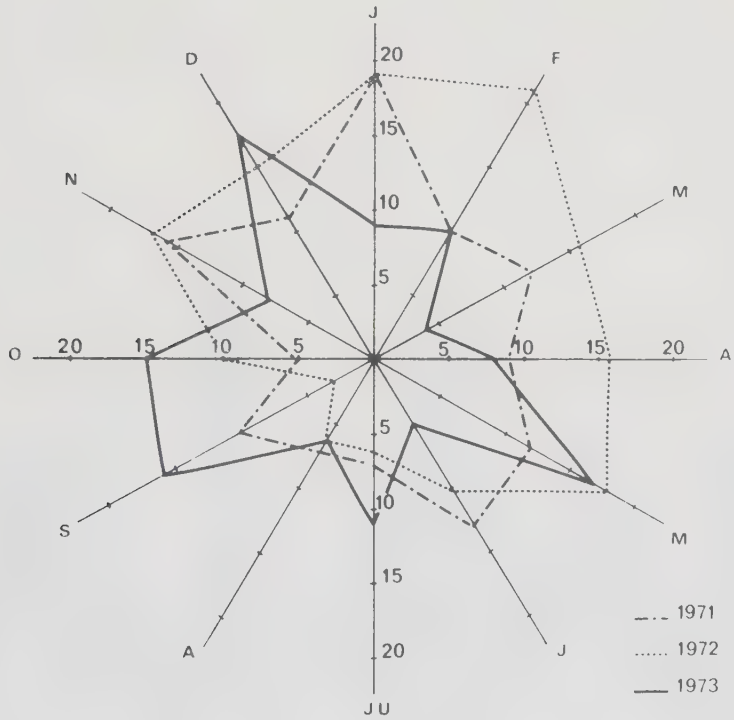


Fig. 9 - Répartition des jours de pluie à Penvins (hauteur des précipitations égale au moins à 0,1 mm) en fonction des mois pour la période 1971-1973.

GAUSSEN (1955) considère que la sécheresse s'établit lorsque la pluviosité mensuelle ,exprimée en millimètres, est inférieure au double de la température moyenne annuelle en degrés Celsius. Si l'on porte sur un graphique, en abscisses les mois de l'année et en ordonnées les températures et les précipitations, l'échelle étant double pour les premières, on obtient un diagramme ombrothermique qui met en évidence les périodes sèches, non sèches et à forte pluviosité (Fig. 10) . Ainsi, à Penvins, on peut observer des périodes de sécheresse au cours de l'été ou même au printemps comme cela fut le cas au mois de mars 1973. Par contre, la pluviosité est toujours très abondante en hiver.

Il est également possible de calculer l'indice d'aridité de MARTONNE (1926) :

$$i = \frac{P}{T + 10}$$

où P est la pluviosité annuelle exprimée en millimètres et T la température moyenne annuelle en degrés Celsius. Cet indice est d'autant plus faible que le climat est plus aride . Le climat de Penvins, bien que de tendance océanique (1972 : i = 38,0), peut, certaines années, présenter un type continental (1971 : i = 28,1 ; 1973 : i = 27,6) .

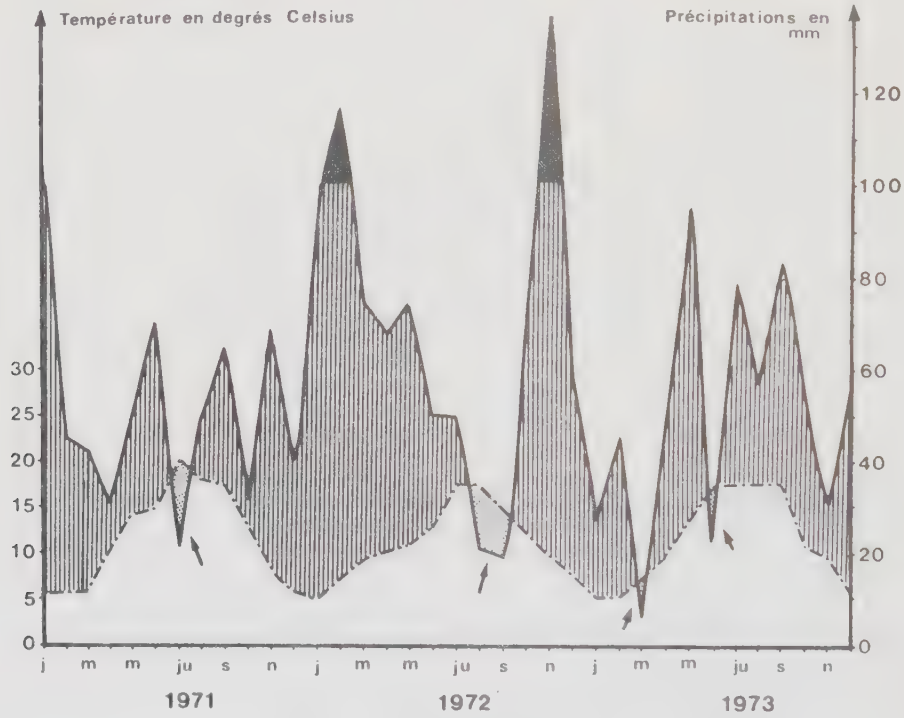


Fig. 10 - Diagramme ombrothermique de la région de Penvins pour la période 1971-1973.
(en traits pleins : courbe de température ; en tirets : courbe de pluviosité ;
en pointillés : périodes sèches ; en hachurés : périodes non sèches ;
en noir : périodes où lame de pluie supérieure à 100 mm par mois).

3) Humidité relative .

L'humidité atmosphérique est très importante puisqu'elle reste toujours supérieure à 57 % (Fig. 11) . Au cours de la journée, elle présente des variations importantes . A 7 heures, elle est aux environs de 85 à 95 %, puis passe par un minimum vers 13 heures et s'élève de nouveau vers 19 heures. Il faut noter que durant l'hiver, l'humidité est pratiquement à saturation le matin et

le soir et ne diminue que très peu pendant la journée. Si, à 7 heures, le taux d'humidité relative oscille peu tout au long de l'année (85 à 95 %), par contre durant le reste de la journée, l'humidité présente des variations importantes en relation étroite avec l'ensoleillement, le vent et la pluviosité. Ainsi, au cours d'une même journée, l'humidité peut avoir un taux de 90 % à 7 heures , 59 % à 13 heures et 72 % à 19 heures.

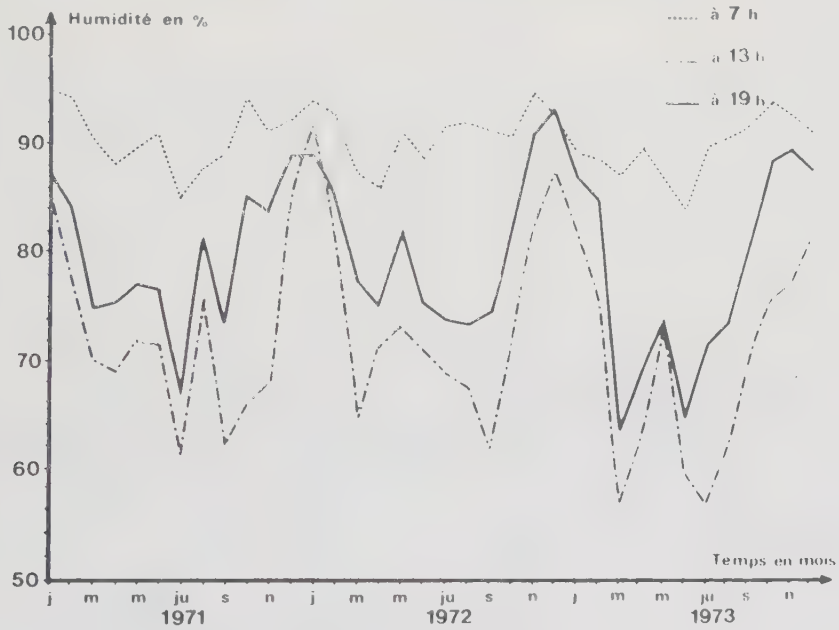


Fig. 11 - Variations de l'humidité relative au cours de la journée, à Penvins. (1971-1973)

4) Pression atmosphérique .

La pression atmosphérique moyenne, corrigée au niveau de la mer et à zéro degré Celsius, oscille entre 1000 et 1030 millibars (Fig. 12).Les grandes

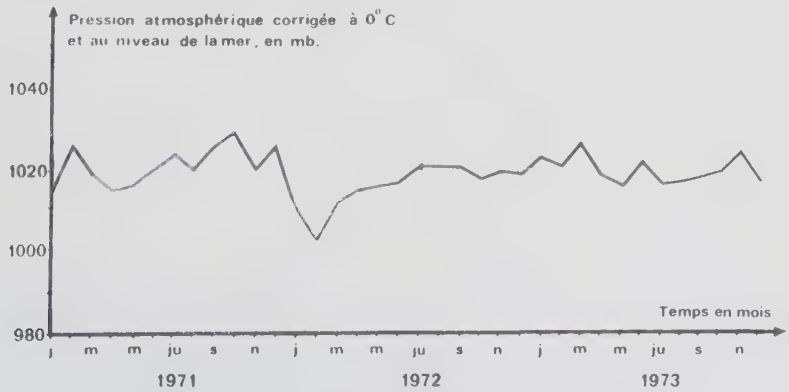


Fig. 12 - Pression atmosphérique au niveau de la mer et à 0°C, à Penvins. (1971-1973)

dépressions atmosphériques ont surtout lieu, en général, au cours des mois de janvier à avril, c'est-à-dire en hiver. En considérant uniquement les valeurs journalières, on constate que la pression atmosphérique est sujette à des variations quelquefois importantes.

5) Vents .

La Pointe de Penvins est presque constamment balayée par un vent souvent violent. Cependant, il est bon de noter que pour la période 1964-1968, le nombre de journées où le vent a soufflé est beaucoup plus élevé (au moins le double) que pour la période suivante 1968-1974.

Grâce à des enregistrements effectués matin et soir durant deux années (1), nous constatons que, dans la région de Penvins, les vents dominants soufflent de l'ouest, du sud-ouest et du nord-ouest (Fig. 13).

Enfin, comme l'a déjà signalé MARTEIL (1960), il existe des vents "solaires" qui soufflent le matin de la terre vers la mer et le soir inversement. L'intensité de ces vents peut atteindre quelquefois de fortes valeurs.

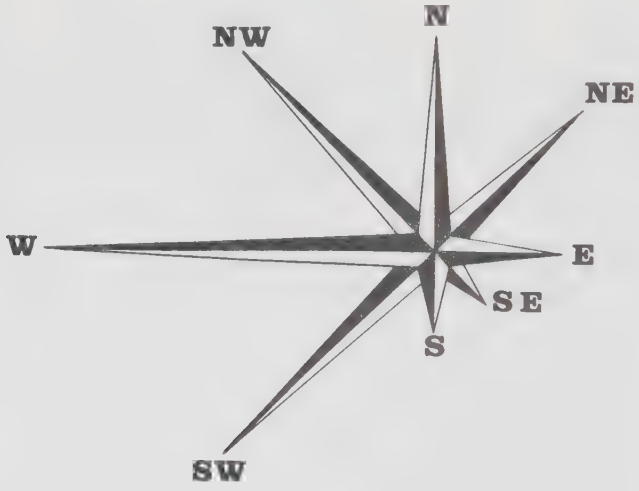


Fig. 13 - Fréquence moyenne des vents (année 1966), à Penvins.

(1) Nous tenons à remercier M. E. CREMER de l'Ecole des Missions de SARZEAU (Morbihan) qui a bien voulu nous transmettre, chaque mois, ses relevés concernant les vents.

6) Insolation.

L'insolation constitue l'un des principaux paramètres de la zone intertidale ; elle a une action importante, en particulier, sur l'humidité relative et la salinité de l'eau de mer. Nous ne possédons personnellement aucune donnée relative aux variations du rayonnement solaire au cours d'un cycle annuel; par contre, PAULMIER (1972) a étudié l'importance de ce facteur sur le littoral morbihannais.

L'insolation, minimale en hiver, croît progressivement jusqu'à juillet où elle atteint son maximum (donnée mensuelle moyenne de 271,6 heures). La durée moyenne annuelle d'insolation est de 1925,5 heures, alors que sur le littoral méditerranéen, pour l'étang de Thau (Hérault), elle est de 2760 heures (selon AUDOIN, 1962).

7) Caractéristiques du climat de la région de Penvins.

En tenant compte des résultats obtenus précédemment (Tabl.4), il est possible de construire un climatogramme mettant en évidence les principales caractéristiques du climat de Penvins (Fig. 14). Pour cela, on porte, sur un graphique, la température en ordonnées et la pluviosité en abscisses, facteurs qui nous semblent les plus importants. Ainsi, on peut constater que, malgré des

Principales caractéristiques	1971	1972	1973
Température la plus basse.	- 6,0° C *7 mars*	-5,6° C *31 janvier*	-5,4° C *18 février*
Température la plus haute.	+34,2° C *9juillet*	+30,2° C *17 juillet*	+31,4° C *7 septembre*
Température moyenne annuelle.	+12,0° C	+11,4° C	+11,6° C
Hauteur annuelle des précipitations	620,5 mm	814,2 mm	597,9 mm
Nombre de jours de pluie. (1)	131	157	127
Indice d'aridité de MARTONNE (i)	28,2	38,0	27,6

(1) Hauteur des précipitations égale au moins à 0,1 mm.

Tabl. 4 : Principales caractéristiques concernant la température et la pluviosité pour trois années : 1971, 1972, 1973 , à Penvins.

variations mensuelles plus ou moins importantes, l'allure générale des climatogrammes pour les années 1971, 1972 et 1973 est sensiblement la même. Si l'on considère l'ensemble des résultats concernant le climat , on constate, pour chacun des facteurs envisagés, un cycle annuel très net. Enfin, l'action de la mer sur le climat est capitale, surtout pendant la saison froide ; son pouvoir calorifique élevé lui confère un rôle de tampon sur les variations de température.

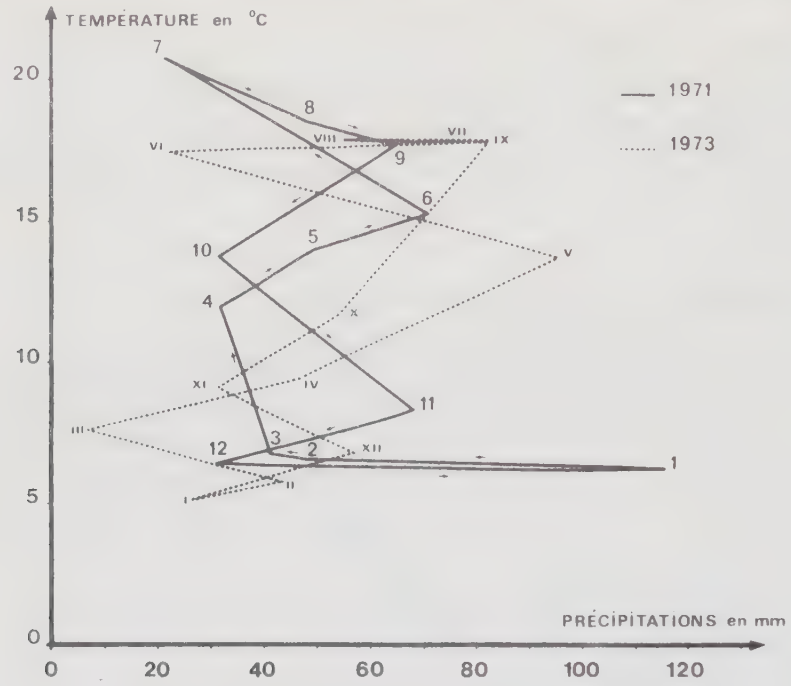


Fig. 14 - Climatogrammes de la région de Penvins pour les années 1971 et 1973.
(les chiffres arabes et romains sur les courbes correspondent aux différents mois de l'année).

E - HYDROLOGIE.

Nous ne considérons ici que les principaux facteurs physico-chimiques qui peuvent influer sur l'écologie des Mollusques intertidaux inféodés au substrat rocheux. Comme pour l'étude du climat, en vue de la clarté de l'exposé, nous avons dissocié volontairement les divers facteurs dont les interactions sont très nombreuses.

1) Température de l'eau de mer.

Les variations de la température de l'eau de mer sont étroitement liées à celles de la température de l'air (Fig. 15). Elles oscillent entre 6° C et 17,5° C . Durant l'hiver, la température moyenne de l'eau est supérieure à

celle de l'air ; en été, le phénomène inverse se produit. Ainsi, durant les périodes hivernale et estivale, au cours de l'exondation, faune et flore intertidales sont soumises à des conditions thermiques très défavorables . Par contre, au printemps et en automne, là où les températures de l'eau et de l'air sont sensiblement voisines, le "choc thermique " subit par les organismes est très atténué.

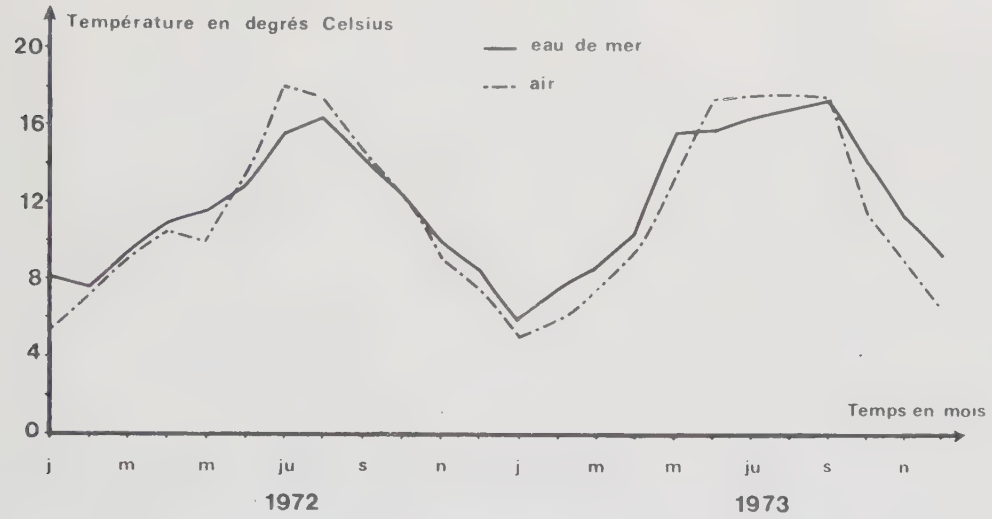


Fig. 15 - Comparaison des températures de l'eau de mer et de l'air, à Penvins, pour les années 1972, 1973.

2) pH .

Le pH varie essentiellement en fonction de la salinité et de la saison ; c'est la résultante de l'interaction de nombreux facteurs tels que l'activité photosynthétique des algues, la salinité, la température etc... , si bien que ses fluctuations ne doivent être considérées qu'au niveau des micromilieux. La valeur moyenne du pH est de 7,6 . Des apports importants d'eau douce l'abaissent aux environs de 7,0 à 7,2 en hiver et au printemps. En été, la salinité augmentant, le pH atteint alors 7,8 à 8,0.

3) Salinité .

Elle varie annuellement entre 29,1 g/l et 35,1 g/l pour l'année 1972 et entre 32,0 g/l et 34,8 g/l pour l'année 1973 (Tabl. 5) (1) . Cette salinité a été dosée à la fois en surface et en profondeur, dans de l'eau de mer

(1) Monsieur J. MARIN, Directeur du Laboratoire de l'I.N.S.T.P.M. de la Trinité-sur-Mer (Morbihan) a bien voulu nous communiquer les valeurs concernant la salinité et l'oxygène dissous de l'eau de mer. Nous le remercions très vivement.

prélevée à pleine mer ; nous en donnons ici les valeurs mensuelles moyennes. Les valeurs parfois exceptionnellement basses sont dues aux apports importants d'eau douce.

Mois (1972)	Salinité en g/l	Mois (1973)	Salinité en g/l.
Janvier	33,5	Janvier	32,7
Février	29,1	Février	33,8
Mars	30,0	Mars	32,5
Avril	32,1	Avril	33,9
Mai	34,4	Mai	32,0
Juin	31,2	Juin	34,8
Juillet	34,5	Juillet	34,5
Août	34,8	Août	34,8
Septembre	35,1	Septembre	34,2
Octobre	34,4	Octobre	34,3
Novembre	34,5	Novembre	34,6
Décembre	34,4	Décembre	34,6

Tabl. 5 : Variations de la salinité moyenne de l'eau de mer au cours des années 1972 et 1973.

4) Oxygène dissous.

L'oxygène dissous dépend surtout de l'activité photosynthétique des algues qui est soumise elle-même à l'éclairement. Il se présente donc comme un équilibre entre les apports (absorption au contact de l'air, photosynthèse) et

Mois (1972)	Oxygène dissous		Mois (1973)	Oxygène dissous	
	en mg/l.	en % de saturation		en mg/l.	en % de saturation
Janvier	8,9	78,0	Janvier	9,1	75,2
Février	8,9	76,7	Février	8,6	74,8
Mars	10,1	90,9	Mars	9,5	84,0
Avril	9,5	88,7	Avril	9,0	82,6
Mai	8,6	81,1	Mai	8,1	82,6
Juin	8,2	80,3	Juin	8,2	86,3
Juillet	8,7	90,6	Juillet	7,0	77,8
Août	7,1	74,7	Août	6,8	72,3
Septembre	5,6	56,5	Septembre	7,0	76,9
Octobre	7,6	73,7	Octobre	7,9	79,0
Novembre	7,7	70,7	Novembre	7,7	71,2
Décembre	8,5	75,2	Décembre	8,9	80,9

Tabl. 6 : Teneur moyenne en oxygène dissous et pourcentage de saturation de l'eau de mer au cours des années 1972 et 1973.

les pertes (diffusion dans l'air, respiration de la faune et de la flore). La teneur de l'eau de mer en oxygène dissous est surtout importante au printemps et au début de l'été, de mars à mi-juillet, puisqu'elle oscille entre 80 et 90 % de saturation (Tabl. 6). En accord avec MARTEIL (1960), on peut affirmer que la température influe sur la teneur en oxygène dissous.

5) Courants.

La direction et la vitesse des courants sont influencées par le coefficient de la marée, les vents dominants , la crue des rivières,etc... Sous ces réserves, le Service Hydrographique de la Marine précise que :

-- entre Grand Mont et Pénerf, le flot porte à l'est (vitesse : 1,5 noeuds)à B.M. + 0,4 et le jusant porte à l'ouest (vitesse : 2 noeuds) à P.M. + 0,5.

-- au nord de l'île Dumet, le flot porte à l'est - nord-est (vitesse : 1 noeud) à B.M. + 3 et le jusant porte au nord-ouest et au sud-ouest (vitesse : 1 noeud) à P.M. + 3.

MARTEIL (1956) a donné les résultats des études de courants de surface dans cette région par des lancers de flotteurs.

6) Importance de la marée.

A Penvins, les basses mers de vive eau (B.M.V.E.) ont toujours lieu aux environs de midi et de minuit. L'amplitude des marées est beaucoup moins importante que, plus à l'ouest, dans la région de Locmariaquer, ou sur le littoral de la Manche. La mer ne se retire pas très loin, ce qui est une grande différence avec la côte nord armoricaine.

L'amplitude maximale moyenne de la marée à la pointe de Penvins est voisine de 6 mètres. Selon nos calculs, nous avons obtenu comme hauteur de pleine et basse mers, les valeurs suivantes pour des marées de vive eau (Coef. 108) et de morte eau (Coef. 40) :

-- Vive eau P.M. : 6,3 m ; B.M. : 0,4 m soit amplitude de 5,9 m ; (1)

-- Morte eau P.M. : 4,2 m ; B.M. : 1,5 m soit amplitude de 2,7 m .

De plus, le flot et le jusant peuvent varier dans leur importance en fonction du vent. Ce dernier augmente la durée de l'une des phases de la marée et diminue celle de l'autre, suivant qu'il souffle ou non dans le même sens.

---

(1) On utilise soit P.M. (pleine mer), soit H.M. (haute mer), ces deux termes ayant la même signification.

Le coefficient de la marée (à ne pas confondre avec la hauteur) permet de se rendre compte de son importance (Tabl. 7) . Il s'exprime en centièmes de 20 à 120 .

Coefficient de marée	Importance de la marée
120	Vive eau extraordinaire
95	Vive eau
70	Moyenne
45	Morte eau
20	Morte eau extraordinaire

Tabl. 7 : Signification du coefficient de la marée.

F - VEGETATION DU DOMAINE ROCHEUX INTERTIDAL.

Le domaine rocheux intertidal comporte deux grands types de recouvrement végétal : les algues pour les étages médio-littoral et infra-littoral et les lichens pour le supra-littoral (Fig. 16) . Il n'est pas question , pour nous, de dresser un inventaire complet de la flore marine de la pointe de Penvins, mais seulement de donner les grands traits de la répartition des algues et des lichens selon le mode.

1) Les algues .

Le revêtement algal est d'une importance capitale en ce qui concerne les Mollusques du substrat rocheux, en particulier, les Gastéropodes . Il forme, d'une part, l'habitat exclusif de nombreuses espèces ; d'autre part, le milieu nutritionnel essentiel des espèces surtout "lithales" (1) . Les algues de ces biotopes sont : les fucales, les laminaires, les algues des cuvettes et les autres algues.

(1) Une espèce est dite "lithale" quand son habitat préférentiel comporte les dessous de pierres et de blocs, les surfaces des rochers et leurs interstices, les graviers et les sables ; par opposition, une espèce "algale" a comme habitat : le milieu algal.

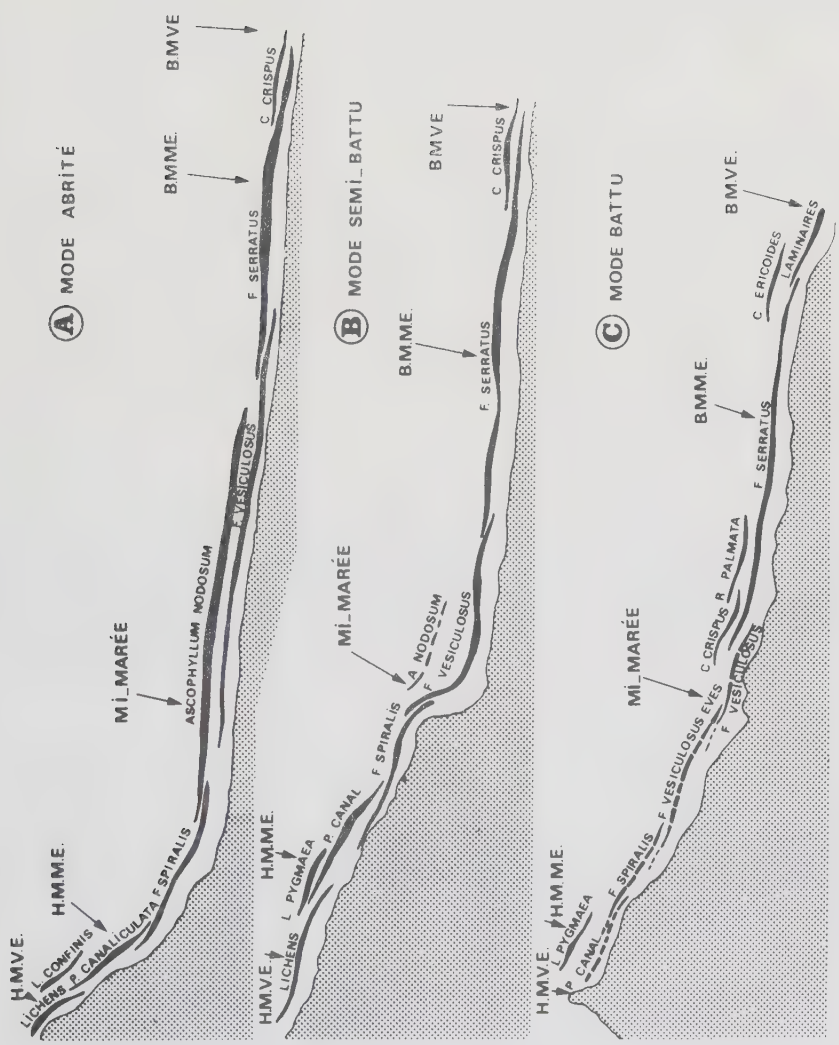


Fig. 16 - Représentation schématique de la zonation des lichens et des algues sur la pointe rocheuse de Penvins.

a) Les fucales .

Ce sont des algues brunes ou Phéophycées, en lames, qui s'étendent sur toute la zone de balancement des marées, depuis le bas de la zone des lichens jusqu'aux laminaires. Elles sont utilisées comme repères de niveau en écologie marine. En général, elles retiennent une grande quantité de débris et de détritus algaux qui sont surtout ramenés le long du littoral lors des grandes marées .

Sur le rocher, nous trouvons de haut en bas :

-- *Pelvetia canaliculata* (Linné) ,
-- *Fucus spiralis* Linné ,
-- *Ascophyllum nodosum* (Linné) porteur d'une algue Rhodophycée épiphyte : *Polysiphonia lanosa* (Linné) et caractéristique du mode abrité ,
-- *Fucus vesiculosus* Linné qui présente une variété caractéristique du mode battu : *Fucus vesiculosus evesiculosus* Cotton ,
— *Fucus serratus* Linné .

b) Les laminaires.

Ce sont également des Phéophycées qui se trouvent au niveau le plus bas de la zone littorale (terme utilisé par T.A. STEPHENSON et A. STEPHENSON en 1949). Elles forment une ceinture caractéristique qui ne découvre que lors des fortes marées de vive eau ayant au moins un coefficient égal à 100. Leur émersion est également fonction du mode.

A Penvins, nous ne les trouvons qu'en mode battu, à la pointe du rocher du Tourc'h ; citons : *Saccorhiza polyschides* (Lighfoot), *Laminaria hyperborea* (Gunner) et, au niveau le plus bas, *Laminaria digitata* (Linné). Il faut signaler qu'en mode abrité, au niveau inférieur à *Fucus serratus*, nous trouvons par endroits : *Laminaria saccharina* Lamouroux.

c) Les algues des cuvettes.

Seules, les Chlorophycées : *Enteromorpha sp.*, *Codium dichotomum* (Hudson) et les Rhodophycées : *Corallina officinalis* Linné, *Lithophyllum incrustans* Philippi, semblent jouer un rôle dans l'écologie de certains Mollusques. Elles représentent sans doute l'habitat préférentiel de quelques Opisthobranches.

d) Les autres algues.

Ces algues, considérées comme accessoires au niveau zonation, représentent néanmoins un des éléments du milieu nutritionnel de certaines espèces "algales" et des espèces "lithales (1).

Parmi les Rhodophycées, citons néanmoins les algues en lames telles que :

-- *Chondrus crispus* (Linné) : très commune sur les rochers, en tout mode, mais en général à un niveau plus haut en mode battu.

-- *Rhodymenia palmata* (Linné) : très commune, surtout en mode battu.

-- *Rhodymenia pseudo-palmata* (Lamouroux) : présente à très basse mer, en particulier sur les stipes et les crampons des laminaires.

-- *Laurencia pinnatifida* (Hudson) : vivant à un niveau très bas.

Il existe également des autres fucales de grande taille comme *Cystoseira tamariscifolia* (Hudson) (= *Cystoseira* Linné) ou de petite taille comme *Bifurcaria rotundata* (Hudson) ; ces fucales buissonnantes s'étagent partiellement entre le niveau de basse mer de morte eau (B.M.M.E.) et le niveau de basse mer de vive eau (B.M.V.E.).

Enfin de nombreuses Chlorophycées ont un rôle important dans la nourriture des Mollusques phytophages ; citons : *Ulva lactuca* Linné, *Enteromorpha compressa* (Linné), *Enteromorpha ramulosa* (Smith), *Cladophora pellucida* (Linné) et *Cladophora rupestre* (Linné).

2) Les lichens.

Au-dessus de *Pelvetia canaliculata*, c'est-à-dire au-dessus du niveau de la pleine mer de morte eau (P.M.M.E.), se situent les lichens des zones sub-terrestre et supra-littorale . Ce sont, en mode abrité et de haut en bas :

- *Ramalina* sp. } gris
- *Lecanora* sp. } gris

- *Xanthoria parietina* Th. Fr. } jaunes
- *Caloplaca marina* Weddel } jaunes

(1) Certaines espèces peuvent être considérées comme mixtes, car leur habitat est tantôt algal, tantôt lithal.

- *Verrucaria maura* Wahlenberg
- *Lichina confinis* Agardh

} noirs

En mode battu, il existe la même zonation mais *Lichina confinis* est remplacé par *Lichina pygmaea* (Lighfoot).

Chapitre II

RÉPARTITION DES DIFFÉRENTS MOLLUSQUES EN FONCTION DU MODE ET DU NIVEAU COTIDAL. CAS PARTICULIER DES LITTORINES.

De nombreux auteurs ont entrepris l'étude bionomique du littoral armoricain. Ce fut d'abord la période des inventaires de la faune malacologique en divers endroits de la côte bretonne tels que : l'île de Noirmoutiers (J. PIET et R. PIET, 1863), la Loire atlantique (CAILLIAUD,1865), le Morbihan (TASLE,1867 1868 et 1870), l'île de Ré (ROUSSEAU, 1877), l'île d'Yeu et la région de Concarneau (SERVAIN, 1880, 1888 ; De GUERNE et BARROIS, 1881), la rade et les environs de Brest (DANIEL, 1883 ; BAVAY, 1889), le Finistère et, en particulier, la région de Roscoff (DAUTZENBERG et FISCHER, 1925) et la baie de Saint-Malo (DAUTZENBERG, 1900 ; DAUTZENBERG et DUROUCHOUX, 1913).

Les principaux faciès, avec leurs faune et flore, ont été décrits tout au long des côtes françaises (AUDOUIN et MILNE-EDWARDS, 1832 ; PRUVOT, 1897). Une étude détaillée de la répartition des organismes peuplant les grèves de la région de Roscoff a été faite au début du siècle (De BEAUCHAMP, 1914) . Le même travail était effectué quelques années plus tard pour la flore et la faune des îles de Ré et d'Yeu (De BEAUCHAMP, 1923) et pour le peuplement de la baie et de la pointe de Quiberon (PRENANT, 1932, 1934). Des travaux plus généraux furent entrepris sur la distribution géographique des organismes inféodés au substratum rocheux (FISCHER-PIETTE, 1928 ; HATTON, 1932 ; FISCHER-PIETTE,1934 et 1940).

Une vue d'ensemble sur le problème de la répartition des principales espèces intertidales de la côte atlantique française a été donnée par CRISP et FISCHER (1959) . Certains auteurs s'attachèrent à des problèmes particuliers : les variations de la faune malacologique dans la baie de Saint-Malo (FRANC, 1954), le problème complexe des biocénoses de l'estran rocheux du Calvados (PLESSIS,1961;

SAUDRAY et JUIGNET-JARDIN, 1964), la répartition de la faune le long de la côte du Cotentin (ANCELLIN, LE GALL, TEXIER, VILQUIN A., VILQUIN C., 1969), et la faune sessile de la zone à *Fucus serratus*, entre Brest et Saint-Malo (HERBERTS, 1964).

A côté de ces publications relatives au littoral armoricain, de nombreuses autres se rapportent à l'écologie des diverses côtes rocheuses du globe. Les principaux travaux sont ceux de MEYER et O'GOWER (1963, 1965) pour l'Australie, de SOURIE (1954) pour le Sénégal, de A. STEPHENSON et T.A. STEPHENSON (1949, 1961) et HODGKIN (1960) pour l'Amérique du Nord, de BARKMAN (1955), Van DONGEN (1956) et BAKKER (1959) pour les Pays-Bas et enfin ceux, si nombreux, de l'école britannique avec surtout : COLMAN (1933, 1940), MOORE (1940), EVANS (1947), KITCHING (1959), SOUTHWARD (1953, 1958), CRISP (1958), NEWELL (1958), LEWIS (1960, 1964) et UNDERWOOD (1972, 1973).

De nombreux mémoires ont précisé l'habitat (1) de quelques espèces de Mollusques, mais il n'y a jamais eu, à notre connaissance, un travail d'ensemble se rapportant uniquement à la faune malacologique du substrat rocheux, sur la côte atlantique bretonne.

Notre étude est donc un essai de définition de la localisation et des préférences des diverses espèces de Littorines des côtes armoricaines en fonction du mode et du niveau cotidal (DAGUZAN, 1967) . Afin de ne pas isoler ces espèces de l'ensemble des Mollusques inféodés à la pointe rocheuse de Penvins, il nous est paru plus sérieux d'aborder la répartition des différentes espèces de Littorines en tenant compte de l'ensemble de la faune malacologique.

Enfin, le domaine rocheux intertidal (2) comporte deux grands types de biotopes assez différents en ce qui concerne les Mollusques : d'une part, les biotopes algaux, nombreux et variés, d'autre part, les biotopes lithaux comportant les dessous de pierres et de blocs, les surfaces des rochers et leurs interstices. Nous parlerons ainsi " d'espèces algales " et " d'espèces lithales ".

---

(1) L'habitat désigne l'endroit où vit une espèce, par opposition au biotope qui héberge une biocènose.

(2) A la suite de PERES et PICARD (1964), nous éliminons volontairement le terme d'intercotidal, utilisé communément par les auteurs français et qui est étymologiquement dépourvu de sens, pour lui substituer le terme d'intertidal, pure et simple francisation du mot anglais.

METHODES DE TRAVAIL.

1) Récolte des animaux.

Les prélèvements sont effectués sur une surface de 2.500 cm2 (50 x 50 cm) et tout ce qui se trouve à l'intérieur, algues et animaux, est ramassé soigneusement ; pour les biotopes lithaux, nous prélevons le matériel à l'aide d'une pince souple et quelquefois d'un pinceau mouillé.

2) Tri au laboratoire.

Tout d'abord, les algues sont secouées vigoureusement au-dessus d'un grand récipient . Nous utilisons ensuite la méthode de DAHL (1948), en plongeant les algues dans de l'eau de mer formolée à 2 %. Les Mollusques, les Amphipodes, les Isopodes, les Polychètes s'en détachent et tombent sur le fond ; il ne reste plus qu'à isoler les Mollusques.

Souvent le tri à la main et à la pince souple permet une vérification de la méthode précédente qui semble donner de bons résultats.

3) Nomenclature.

La détermination de nos sujets est effectuée d'après les ouvrages de systématique de FORBES et HANLEY (1853), de LOCARD (1892) et de FRANC (1968), et par observations des caractères taxonomiques au stéréomicroscope.

La terminologie adoptée pour les noms de genres et d'espèces est celle de l'inventaire de la faune malacologique de Roscoff (1951).

4) Traitements des données.

Nous avons essayé d'accompagner nos descriptions qualitatives d'appréciations quantitatives.

a) Fréquence :

Selon la définition de PRENANT (1927), utilisée ensuite par CABIOCH (1961) et GLEMAREC (1964), *la fréquence f d'une espèce A dans un biotope B est le rapport du nombre $n\ A_B$ de prélèvements de ce biotope B où cette espèce a été trouvée, au nombre total N_B de prélèvements effectués dans*

ce biotope B . De plus, elle est exprimée en pourcentage :

$$f\,A_B\,\% = \frac{n\,A_B}{N_B} \times 100$$

b) Présence .

Dans le cas où le nombre de prélèvements effectués dans deux biotopes différents, est trop inégal, on peut comparer les fréquences d'une même espèce dans ces biotopes, à condition de faire intervenir un autre paramètre : le coefficient de présence.

Pour une espèce A le coefficient de présence P dans le biotope B est défini par le rapport de la fréquence f A de cette espèce A dans le biotope B ($f\,A_B$), à la somme des fréquences de cette espèce dans tous les biotopes qu'elle peut habiter . Il s'exprime en pourcentage.

$$P\,A_B\,\% = \frac{f\,A_B}{f\,A_B + f\,A_C + \ldots\ldots\ldots\ldots f\,A_n} \times 100 .$$

Ainsi, la comparaison de ces coefficients pour une même espèce dans différents biotopes et pour les différentes espèces d'un même biotope, permet de définir,pour chaque espèce, un biotope préférentiel.

c) Dominance.

Comme l'a fait PRENANT (1927), nous aurions pu évaluer l'abondance de chaque espèce, étant donné que nous nous sommes toujours référé à la même unité de surface (2.500 cm2),mais cette évaluation n'aurait pu être certaine car la surface du rocher est rarement plane. Par contre, la dominance ne tient pas compte des erreurs de surface et des imperfections des prélèvements.

Nous avons donc noté la *dominance de chaque espèce par rapport à l'ensemble des autres dans un biotope donné, en effectuant le rapport du nombre d'individus de cette espèce au nombre total des espèces récoltées dans un prélèvement*. Elle s'exprime en pourcentage.

La moyenne des coefficients de dominance pour les prélèvements effectués permet de définir un coefficient de dominance moyenne de chaque espèce pour un biotope déterminé.

d) Dominance- Présence.

Le coefficient de dominance-présence d'une espèce est égal au produit de son coefficient de dominance par son coefficient de présence. Il nous permet d'apprécier l'importance réelle de chaque espèce dans chaque biotope et de mettre en évidence la richesse des biotopes en individus.

e) Fidélité.

Chaque biotope peut être caractérisé par une liste d'espèces affectées chacune d'un coefficient de fidélité (PRENANT, 1927 et 1934). Nous dirons qu'une espèce est exclusive d'un biotope lorsqu'elle n'existe que dans celui-ci ; elle est élective si elle est essentielle dans le biotope et accidentelle ailleurs ; elle peut être préférante de plusieurs biotopes mais n'est alors qu'accessoire ou accidentelle ailleurs (GLEMAREC, 1964).

Après dépouillement de nos résultats, nous avons admis que :

- si le coefficient de présence est inférieur à 10 : l'espèce est accidentelle,
- " " entre 10 et 20 : " accessoire,
- " " entre 20 et 90 : " préférante,
- " " entre 90 et 100: " élective,
- " " égal à 100 : " exclusive.

Cette échelle de fidélité n'a certes qu'une valeur indicative, mais elle nous est très utile car, pour caractériser un biotope, il suffit d'examiner le tableau des coefficients de présence pour connaître les espèces exclusives , les préférantes,etc....

A - REPARTITION EN MODE SEMI-BATTU.

Nous commençons notre étude écologique par ce mode, car les conditions hydrodynamiques y sont moyennes et les faune et flore présentent à la fois des caractères du mode battu et du mode abrité.

Le calcul du paramètre (P) (Tabl. 8) , résultant de l'analyse de nos prélèvements, nous permet, en utilisant l'échelle de fidélité des espèces précédemment définie, de caractériser chaque niveau par une liste d'espèces .

1) Répartition selon le niveau cotidal.

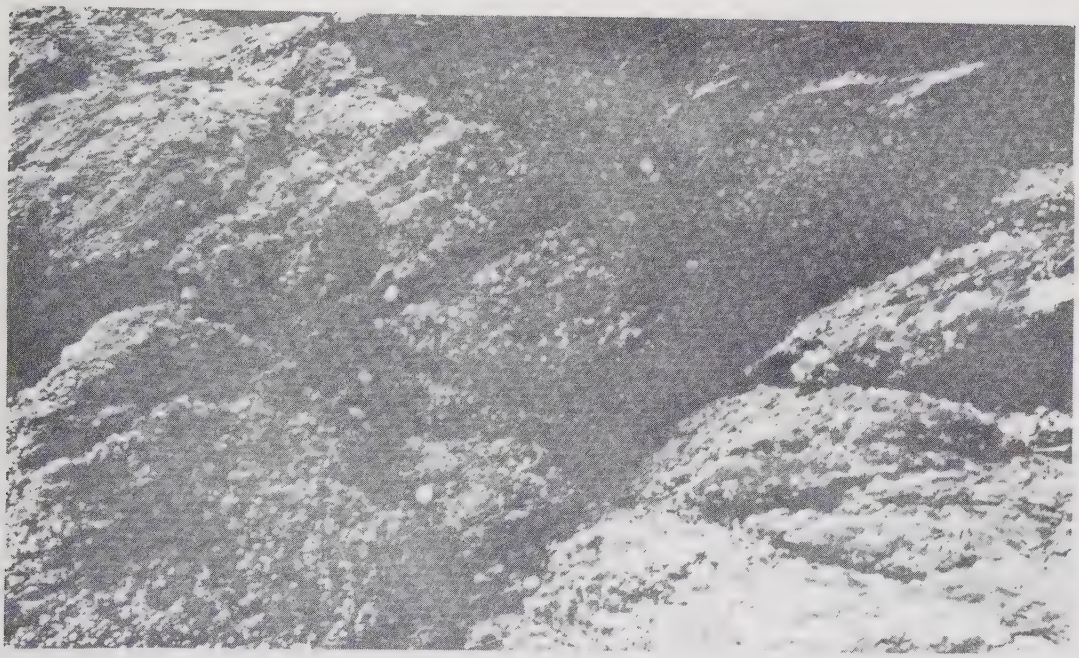
a) Zone inférieure des lichens.

Ce niveau occupe la région la plus inférieure de l'étage supralittoral (1). Il correspond aux rochers nus recouverts çà et là de plaques de lichens. Cette zone n'est soumise qu'aux embruns, sauf à la période des grandes marées où elle est totalement immergée. Dans les fissures se trouvent quelques Crustacés caractéristiques, en populations très denses, comme : *Ligia oceanica* Linné (Isopodes), *Talorchestia gammarella* Pallas (Amphipodes) et un Insecte Thysanoure : *Petrobius maritimus* Leach.

Espèces	Zone inférieure des lichens	Pelvetia canaliculata	Lichina pygmaea	Fucus spiralis (zone supérieure)	Fucus spiralis (zone moyenne)	Fucus spiralis (zone inférieure)	Fucus vesiculosus (zone supérieure)	Fucus vesiculosus (zone moyenne)	Fucus vesiculosus (zone inférieure)	Fucus serratus (zone supérieure)	Fucus serratus (zone moyenne)	Fucus serratus (zone inférieure)
1 - GASTÉROPODES												
Gibbula umbilicalis		4		5	4	7	10	32	23	12	2	1
Gibbula pennanti						5	11	42	10	20	7	5
Gibbula cineraria									10	11	28	51
Patella vulgata		2,5		6,5	12	12	20	12	11	12	8	4
Patella intermedia				2	5	5	26	10	14	10	1	
Patella aspera							10	16	20	18	19	17
Rissoa parva								1	2	15	23	59
Lacuna pallidula									11	58	31	
Littorina littorea				13	58	21	8					
Littorina saxatilis	2	37	16	24	11	8	2					
Littorina rudis	1	65	21	8	4	1						
Littorina littoralis				11	10	16	18	14	18	8	6	1
Littorina neritoides	80	12	7	1								
Bittium reticulatum				1	3	8	2	14	16	22	16	18
Trivia arctica								4	27	12	32	27
Ocenebra erinacea								8	16	27	38	11
Ocenebra edwardsi									13	30	57	
Thais lapillus					7	4	10	11	12	28	26	2
Nassarius reticulatus									18	51	31	
Nassarius incrassatus									7	10	25	58
2 - BIVALVES												
Anomia ephippium								1	0,5	13	28,5	57
Mytilus edulis							7	24	40	25	3	1
Chlamys varia								2	3,5	18	30,5	45
Lasea rubra			8	10	8	4						
Venerupis saxatilis							0,5	8,5	18	46	27	
Irus irus									4	20	15	61
Hiatella arctica										11	17	72

Tabl. 8 : Coefficients de Présence (P) des principaux Mollusques intertidaux en faciès rocheux et en mode semi-battu.

(1) Nous nous référons pour l'étagement marin aux travaux de M. J.M. PERES et particulièrement à sa note relative au problème de l'étagement des formations benthiques (1956).



Biotope à *Littorina saxatilis* (Olivi).

La faune malacologique est ainsi caractérisée :

Préférante

Littorina neritoides (Linné)

Accidentelles

Littorina saxatilis (Olivi)

Littorina saxatilis subsp. *rudis* (Maton)

Littorina neritoides se trouve localisé dans les fissures des rochers, dans les micro-grottes des parois verticales et des surplombs rocheux . En général, on le trouve par petites populations et rarement isolé .

Nous avons également noté à plusieurs reprises la présence de représentants de cette espèce dans les "coquilles" vides des Crustacés Cirripèdes : *Chthamalus stellatus* (Poli) et *Balanus balanoides* Linné.

b) Niveau à *Pelvetia canaliculata*.

Le revêtement algal, d'une épaisseur de 10 cm en moyenne, est hétérogène, tantôt dense, tantôt clairsemé . Sur de nombreuses parois rocheuses à nu, ne se trouvent que des balanes en plus ou moins grande quantité : *Chthamalus stellatus* et *Balanus balanoides* dans la partie la plus inférieure.

Dans les fissures des rochers, vivent deux Myriapodes : *Hydroschendyla submarina* Grube et *Scolioplanes maritimus* Leach.

La faune malacologique est la suivante :

Préférantes

Littorina saxatilis (Olivi)

Littorina saxatilis subsp. *rudis* (Maton)

Accessoire

Littorina neritoides (Linné)

Accidentelles

Gibbula umbilicalis (da Costa)

Patella vulgata (Linné).

Littorina rudis et *Littorina saxatilis* se trouvent fixés aux rochers, ou,très souvent, dans des petites cuvettes dans le substratum et remplies d'eau (Pl. III) ; dans ce dernier cas, on les trouve par petites populations isolées les unes des autres, ce qui s'explique par le fait que, ces deux espèces étant vivipares, les jeunes restent près des adultes.

c) Niveau à *Lichina pygmaea*.

Lichina pygmaea se développe surtout dans les endroits battus par les vagues et sur les parois rocheuses très inclinées, où la turbulence est grande. Signalons que c'est seulement dans ce biotope que nous avons trouvé, à plusieurs reprises, quelques Foraminifères tels que : *Miliolina seminulum* Linné, *Polystomella crispa* Lamarck et *Rotalia veneta* Lamarck, le Crustacé Isopode : *Campecopea hirsuta* (Mont.) et l'Insecte Aptérygote Collembole : *Anurida maritima* (Laboulb).

Son peuplement malacologique est caractéristique :

Préférantes

Lasea rubra (Montagu)
Littorina saxatilis subsp.*rudis* (Maton)

Accessoire

Littorina saxatilis (Olivi)

Accidentelle

Littorina neritoides (Linné)

Dans les touffes de ce lichen, le petit Bivalve Leptonacé : *Lasea rubra* s'y trouve en grande quantité, retenu par son byssus.

d) Niveau à *Fucus spiralis* .

Le niveau couvert par *Fucus spiralis* forme une ceinture presque continue, d'une hauteur de 2 à 3 mètres . Le revêtement algal est assez homogène et riche en détritus.

Le bigorneau comestible *Littorina littorea* se trouve surtout sous les blocs et les cailloux, parmi les détritus algaux, le sable plus ou moins vaseux (Pl. IV, 1, 2) et dans les cuvettes. Nous y trouvons rarement des individus isolés, mais plutôt des populations denses.

Les espèces carnivores étant peu nombreuses à ce niveau, les espèces phytophages ou détritivores phytophages sont abondantes. A côté des Mollusques, nous pouvons rencontrer en abondance, l'Anthozoaire : *Actinia equina* Linné, surtout dans les cuvettes et quelques *Carcinus maenas* (Leach) parmi les thalles de *Fucus spiralis*.

Dans ce niveau, les caractéristiques de la faune malacologique varient selon l'altitude :

Photo 1 : Blocs et cailloux abritant de nombreux individus de *Littorina littorea* (L.) et situés au niveau à *Fucus spiralis* (mode semi-battu).

Photo 2 : Bloc retourné montrant des individus de *Littorina littorea* (L.) fixés sur sa face inférieure (niveau à *Fucus spiralis* et *Fucus vesiculosus* supérieur ;

-- *Partie supérieure :*

Préférante

Littorina saxatilis (Olivi)

Accessoires

Littorina littorea (Linné)
Littorina littoralis (Linné)
Lasea rubra (Montagu)

Accidentelles

Littorina saxatilis subsp. *rudis* (Maton)
Patella vulgata (Linné)
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Patella intermedia (Jeffreys)
Littorina neritoides (Linné)
Bittium reticulatum (da Costa)

-- *Parties moyenne et inférieure :*

Préférante

Littorina littorea (Linné)

Accessoires

Littorina littoralis (Linné)
Patella vulgata (Linné)
Littorina saxatilis (Olivi)

Accidentelles

Lasea rubra (Montagu)
Thais lapillus (Linné)
Patella intermedia (Jeffreys)
Bittium reticulatum (da Costa)
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Gibbula pennanti (Philippi)

Littorina littorea est largement représenté et trouve là, son véritable biotope préférentiel . Il est très rare d'observer des individus de *Littorina littorea* sur les frondes de *Fucus spiralis ;* cette espèce a plutôt tendance à rechercher les endroits riches en détritus algaux et les dessous de pierres, plus ou moins vaseux.

e) Niveau à *Fucus vesiculosus.*

Cette algue est particulièrement dense et située légèrement en-dessous du niveau de la mi-marée, où le courant est maximum lors des marées

montante et descendante, d'où résulte une grande richesse de la nourriture. De plus, il s'agit du milieu préférentiel pour les espèces qui ne supportent pas une émersion ou une immersion prolongées.

Nous trouvons donc là une faune particulièrement riche en espèces phytophages et déjà nous y rencontrons de nombreuses espèces carnivores.

Les principaux Mollusques y vivant sont, selon l'altitude :

-- *Partie supérieure :*

Préférantes

Patella intermedia (Jeffreys)
Patella vulgata (Linné)

Accessoires

Littorina littoralis (Linné)
Gibbula pennanti (Philippi)
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Patella aspera (Lamarck)
Thais lapillus (Linné)

Accidentelles

Littorina littorea (Jeffreys)
Mytilus edulis Linné
Littorina saxatilis (Olivi)
Bittium reticulatum (da Costa)
Venerupis saxatilis (Fleuriau)

-- *Partie moyenne :*

Préférantes

Gibbula pennanti (Philippi)
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Mytilus edulis Linné

Accessoires

Patella aspera (Lamarck)
Littorina littoralis (Linné)
Bittium reticulatum (da Costa)
Patella vulgata (Linné)
Thais lapillus (Linné)
Patella intermedia (Jeffreys)

Accidentelles

Venerupis saxatilis (Fleuriau)
Ocenebra erinacea (Linné)
Chlamys varia (Linné)
Trivia arctica (Pulteney)
Rissoa parva (da Costa)
Rissoa guerini (Récluz)
Anomia ephippium (Linné)
Modiolus barbatus (Linné)

-- *Partie inférieure :*

Préférantes

Mytilus edulis Linné
Trivia arctica (Pulteney)
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Patella aspera (Lamarck)

Accessoires

Nassarius reticulatus (Linné)
Venerupis saxatilis (Fleuriau)
Bittium reticulatum (da Costa)
Ocenebra erinacea (Linné)
Patella intermedia (Jeffreys)
Ocenebra edwardsi (Payraudeau)
Thais lapillus (Linné)
Lacuna pallidula (da Costa)
Patella vulgata (Linné)
Gibbula pennanti (Philippi)
Gibbula cineraria (Linné)
Modiolus barbatus (Linné)

Accidentelles

Nassarius incrassatus (Ström)
Irus irus (Linné)
Chlamys varia (Linné)
Anomia ephippium (Linné)
Rissoa parva (da Costa)
Rissoa guerini (Récluz)

Mytilus edulis se présente toujours par petites populations dans les fissures des rochers, tandis que *Modiolus barbatus*, surtout à l'état jeune, se fixe entre les ramifications et les crampons du thalle de *Fucus vesiculosus* . Dans les byssus de *Mytilus edulis*, nous trouvons des représentants de *Lasea rubra*.

Gibbula umbilicalis et *Gibbula pennanti* peuvent être considérés comme étant des "espèces mixtes ", car on les trouve aussi bien sur les algues que sur les rochers nus. Comme FISCHER-PIETTE et GAILLARD (1956), nous avons pu vérifier que *Gibbula pennanti*, caractérisé par la fermeture de l'ombilic chez l'adulte et la disposition quadrillée des taches colorées à la base de la coquille, ne vit pas à un niveau aussi élevé que *Gibbula umbilicalis* et au contraire, estplus abondant aux niveaux inférieurs.

De plus, comme on le sait depuis déjà longtemps, les patelles se nourrissent d'un film superficiel d'algues microscopiques et surtout de Diatomées . Ainsi, les différents représentants du genre *Patella*, vivant pour certains à des endroits dépourvus totalement de revêtement algal, peuvent être considérés comme étant des "espèces lithales " ou épilithes (1) (Pl. V, 1).

Enfin, comme CRISP et FISCHER-PIETTE (1959), nous avons pu noter l'étroit parallélisme de la distribution de *Patella aspera* avec celle de *Patella intermedia*. Si aux niveaux moyens (zone à *Fucus vesiculosus*), *Patella intermedia* représente environ 50 % ou plus de la population des Patelles, *Patella aspersa* est très abondant aux niveaux bas (*Fucus serratus :* zones moyenne et inférieure).

f) Niveau à *Fucus serratus*.

-- *Partie supérieure :*

Elle est caractérisée par une faune très riche en Mollusques prédateurs. Un Crustacé Cirripède : *Balanus perforatus* (Brugn) y est abondant et il semble que *Thais lapillus* en soit un grand consommateur ; là où il existe des individus de *Balanus perforatus*, nous trouvons toujours de nombreux représentants de *Thais lapillus* (Pl. V, 2).

De plus, sur le fronde de *Fucus serratus*, nous trouvons en très grande quantité , les Polychètes : *Spirorbis borealis* Daudin et *Spirorbis sp.*,

---

(1) Selon J.M. PERES et J. PICARD (1964), on distingue les formes épilithes, vivant à la surface de la roche ou dans ses cavités naturelles et les formes endolithes, vivant dans les cavités ou galeries qu'elles creusent elles-mêmes.

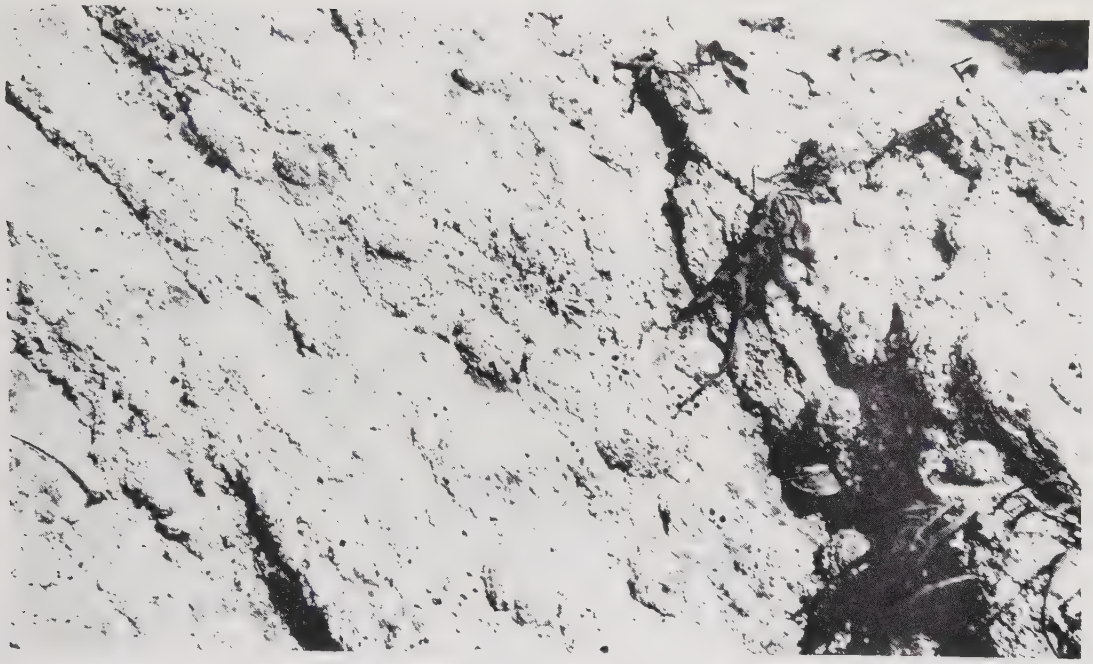


Photo 1 : Patelles adhérées au rocher, au niveau à *Fucus vesiculosus* (mode semi-battu)

Photo 2 : Association entre *Thais lapillus* (L.) et *Balanus perforatus* (Brugn.) au niveau à *Fucus serratus* supérieur (mode semi-battu).

tandis que sur les blocs et les cailloux existe *Pomatoceros triqueter* Linné.

Nassarius reticulatus vit également à ce niveau sur les rochers nus ou dans le sable plus ou moins vaseux.

Enfin, *Ocenebra erinacea* semble se nourrir en partie des pontes de *Thais lapillus*, car à plusieurs reprises, nous avons trouvé des individus fixés sur des amas de pontes dont une partie était détruite. La faune malacologique de ce niveau est la suivante :

Préférantes

Lacuna pallidula (da Costa)
Nassarius reticulatus (Linné)
Venerupis saxatilis (Fleuriau)
Ocenebra edwardsi (Payraudeau)
Thais lapillus (Linné)
Ocenebra erinacea (Linné)
Mytilus edulis Linné
Bittium reticulatum (da Costa)
Gibbula pennanti (Philippi)
Irus irus (Linné)

Accessoires

Patella aspera (Lamarck)
Chlamys varia (Linné)
Rissoa parva (da Costa)
Anomia ephippium (Linné)
Trivia arctica (Pulteney)
Patella vulgata (Linné)
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Gibbula cineraria (Linné)
Hiatella arctica (Linné)
Patella intermedia (Jeffreys)
Nassarius incrassatus (Ström)
Modiolus barbatus (Linné)

Accidentelle

Littorina littoralis (Linné)

Il faut noter que le Bivalve : *Venerupis saxatilis* est assez abondant à ce niveau, dans les fissures du rocher . Nous trouvons aussi, dans le sable graveleux et plus ou moins vaseux des couloirs, situés entre les rochers,

trois autres Bivalves : *Venerupis decussatus* (Linné), *Venerupis pullastra* (Montagu) et *Venerupis aureus* (Gmelin).

-- *Partie moyenne :*

Gibbula cineraria y est abondant sous les pierres et les blocs, en association avec *Porcellana longicornis* (Pennant), *Porcellana platycheles* (Pennant) (Crustacés Brachyoures), *Acanthochitona discrepans* (Brown) (Polyplacophores), *Pomatoceros triqueter* Linné (Polychètes), *Distomus variolosus* (Gaertner), *Ascidia mentula* (Müller) (Ascidiacées) et de jeunes *Thais lapillus*.

Dans le sable et les graviers existent de nombreux *Rissoidae* tels que : *Rissoa parva*, *Rissoa guerini* et quelques *Adeorbidae* comme : *Adeorbis subcarinatus* (Montagu).

La faune des Mollusques y est la suivante :

Préférantes

Ocenebra edwardsi (Payraudeau)
Ocenebra erinacea (Linné)
Trivia arctica (Pulteney)
Nassarius incrassatus (Ström)
Lacuna pallidula (da Costa)
Chlamys varia (Linné)
Anomia ephippium (Linné)
Gibbula cineraria (Linné)
Venerupis saxatilis (Fleuriau)
Thais lapillus (Linné)
Rissoa parva (da Costa)
Rissoa guerini (Récluz)
Adeorbis subcarinatum (Montagu)

Accessoires

Patella aspera (Lamarck)
Hiatella arctica (Linné)
Bittium reticulatum (da Costa)
Cerithiopsis tubercularis (Montagu)
Irus irus (Linné)

Accidentelles

Patella vulgata (Linné)
Gibbula pennanti (Philippi)
Littorina littoralis (Linné)
Mytilus edulis Linné
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Patella intermedia (Jeffreys)

-- *Partie inférieure :*

La partie la plus inférieure de la zone à *Fucus serratus* ne découvre que par fortes marées . Les blocs et les cailloux y sont très nombreux, ce qui explique la grande abondance des "espèces lithales" . Quelques Echinodermes Asterides y sont inféodés comme *Asteria rubens* Linné.

Les Mollusques de ce niveau sont :

Préférantes

Hiatella arctica (Linné)
Irus irus (Linné)
Rissoa parva (da Costa)
Nassarius incrassatus (Ström)
Anomia ephippium (Linné)
Gibbula cineraria (Linné)
Chlamys varia (Linné)
Trivia arctica (Pulteney)

Accessoires

Bittium reticulatum (da Costa)
Patella aspera (Lamarck)
Ocenebra erinacea (Linné)
Hiatella gallicana (Lamarck)
Adeorbis subcarinatum (Montagu)
Acanthochitona discrepans (Brown)

Accidentelles

Gibbula pennanti (Philippi)
Patella vulgata (Linné)
Thais lapillus (Linné)
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Littorina littoralis (Linné)
Mytilus edulis Linné

Les Crustacés Brachyoures sont bien représentés avec, surtout : *Carcinus maenas* (Leach), *Cancer pagurus* Linné, *Macropipus puber* Linné, *Pachygrapsus marmoratus* Stemp, et à un niveau très bas, *Eriphia spinifrons* Herbst.. Les deux derniers crabes cités appartiennent à deux espèces méridionales dont la limite nord de distribution, sur la côte atlantique, se trouve aux environs de Concarneau . Dans les cuvettes, nous trouvons sous les pierres, la faune ichtyologique de la zone intertidale et sur le fond sableux quelques rares individus d'*Anemonia sulcata* (Pennant).

Enfin, cette zone est caractérisée par une très grande abondance d'Ascidies et de nombreux Spongiaires tels que : *Halichondria panicea* (Pallas) et *Hymeniacidon sanguinea* (Grant).

2) Conclusion.

Les paramètres : Présence (P), Dominance (D) et Dominance-Présence (D x P) (Tabl. 8,9,10) permettent de définir une répartition des Mollusques en mode semi-battu (Fig. 17).

Parmi toutes les espèces vivant à un même niveau, celle qui possède le coefficient de Dominance-Présence le plus élevé, peut être considérée comme ayant son biotope préférentiel à ce niveau.

Ainsi les subdivisions verticales de la faune malacologique, en mode semi-battu, sont les suivantes :

Niveau	Biotope préférentiel de :
Zone inférieure des lichens	*Littorina neritoides* (Linné)
Pelvetia canaliculata.....	*Littorina saxatilis* (Olivi)
Lichina pygmaea	*Lasea rubra* (Montagu)
Fucus spiralis (zone sup.).....	*Littorina littorea* (Linné) *Littorina saxatilis* (Olivi)
(zone moy.et inf.).....	*Littorina littorea* (Linné) *Patella vulgata* (Linné)
Fucus vesiculosus	*Littorina littoralis* (Linné) *Gibbula umbilicalis* (da Costa)
Fucus serratus (zone sup.).....	*Thais lapillus* (Linné) *Nassarius reticulatus* (Linné)
(zone moy.).....	*Gibbula cineraria* (Linné) *Thais lapillus* (Linné) *Ocenebra erinacea* (Linné)
(zone inf.).....	*Gibbula cineraria* (Linné)

Espèces	Zone inférieure des lichens	Pelvetia canaliculata	Lichina pygmaea	Fucus spiralis (zone supérieure)	Fucus spiralis (zone moyenne)	Fucus spiralis (zone inférieure)	Fucus vesiculosus (zone supérieure)	Fucus vesiculosus (zone moyenne)	Fucus vesiculosus (zone inférieure)	Fucus serratus (zone supérieure)	Fucus serratus (zone moyenne)	Fucus serratus (zone inférieure)
1 - GASTÉROPODES												
Gibbula umbilicalis		3		6	9	24	21	18	16	5	4	0,2
Gibbula pennanti						2	6	6	3	5	1	0,3
Gibbula cineraria									0,7	2	15	37
Patella vulgata		0,7		8	22	8	9	12	10	13	8	0,4
Patella intermedia				0,2	1	1	6	21	16	0,8	0,1	
Patella aspera							5	0,9	2	5	1,2	1,6
Rissoa parva								0,4	0,3	1,6	1,8	5
Lacuna pallidula									0,4	2,5	3,2	
Littorina littorea				36	48	35	12					
Littorina saxatilis	17	41	8	26	6	6	2					
Littorina rudis	14	36	3,5	6	1	0,3						
Littorina littoralis				2	10	23	26	20	25	14	1	0,2
Littorina neritoides	70	10	4	0,2								
Bittium reticulatum				0,1	0,1	0,1	3	3	7	5	5	8
Trivia arctica								0,2	0,5	0,1	2	3
Ocenebra erinacea								0,1	0,8	7	10	0,8
Ocenebra edwardsi									0,1	0,2	0,3	
Thais lapillus					2	5	10	12	18	26	18	13
Nassarius reticulatus									2	3,5	4	
Nassarius incrassatus									0,3	1	2	5,2
2 - BIVALVES												
Anomia ephippium								0,1	0,4	3	3	6
Mytilus edulis							4	7	7	0,3	0,2	0,1
Chlamys varia								0,1	1	3	1	2,3
Lasea rubra			72	0,4	0,1	0,1						
Venerupis saxatilis							0,1	0,1	0,3	2,6	4,2	
Irus irus									0,3	0,2	1,6	3,9
Hiatella arctica										0,1	1,3	2,5
Divers	2	12	3	12,5	8	7,5	10,2	9,1	7,1	5	8	13,2

Tabl. 9 : Coefficients de Dominance (D) des principaux Mollusques intertidaux, en faciès rocheux et en mode semi-battu.

Espèces	Zone inférieure des lichens	Pelvetia canaliculata	Lichina pygmaea	Fucus spiralis (zone supérieure)	Fucus spiralis (zone moyenne)	Fucus spiralis (zone inférieure)	Fucus vesiculosus (zone supérieure)	Fucus vesiculosus (zone moyenne)	Fucus vesiculosus (zone inférieure)	Fucus serratus (zone supérieure)	Fucus serratus (zone moyenne)	Fucus serratus (zone inférieure)
1 - GASTÉROPODES												
Gibbula umbilicalis		12		30	36	168	210	578	368	60	8	0,2
Gibbula pennanti						10	66	252	30	100	7	1,[illegible]
Gibbula cineraria									7	22	420	1 887
Patella vulgata		1,75		52	264	96	180	144	110	156	64	1,6
Patella intermedia				0,4	5	6	156	210	224	80	0,1	
Patella aspera							50	14,4	40	90	22,8	27,2
Rissoa parva								0,4	0,6	24	41,4	295
Lacuna pallidula									4,4	145	99,2	
Littorina littorea				468	2 784	735	96					
Littorina saxatilis	34	1 517	128	624	66	48	4					
Littorina rudis	14	2 340	73,5	48	4	0,3						
Littorina littoralis				22	100	368	468	280	400	112	6	0,2
Littorina neritoides	5 600	120	28	0,2								
Bittium reticulatum				0,1	0,3	0,8	6	42	112	110	80	144
Trivia arctica								0,4	13,5	1,2	64	81
Ocenebra erinacea								0,8	12,8	189	380	8,8
Ocenebra edwardsi									1,3	6	17,1	
Thais lapillus					14	20	100	132	216	728	468	26
Nassarius reticulatus									36	178	124	
Nassarius incrassatus									2,1	10	50	301,6
2 - BIVALVES												
Anomia ephippium								0,1	2	39	855	342
Mytilus edulis							28	168	280	7,5	0,6	0,1
Chlamys varia								0,2	3,5	54	30,5	103,5
Lasea rubra			5 616	4	0,8	0,4						
Venerupis saxatilis							0,05	0,8	5,4	119,6	113,4	
Irus irus									1,2	4	24	237,9
Hiatella arctica										1,1	22,1	180

Tabl. 10 : Coefficients de Dominance-Présence (D x P) des principaux Mollusques intertidaux, en faciès rocheux et en mode semi-battu.

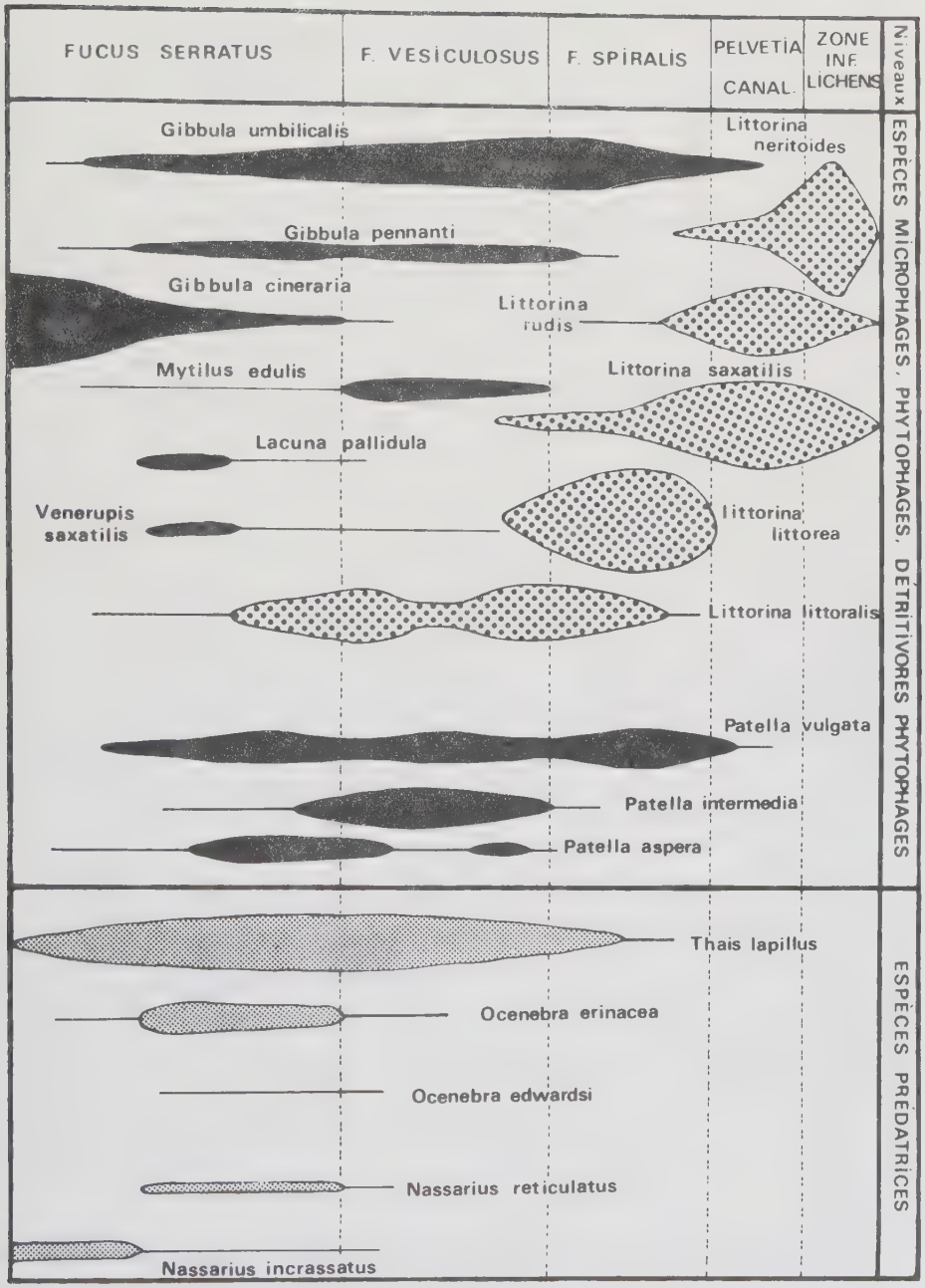


Fig. 17 - Répartition des Mollusques intertidaux, en faciès rocheux, en mode semi-battu.

B - REPARTITION EN MODE BATTU.

Comme pour le mode semi-battu, il nous a été possible d'établir un tableau des différentes valeurs du paramètre (P) aux différents niveaux du mode battu (Tabl. 11).

Espèces	Zone inférieure des lichens	Pelvetia canaliculata	Lichina pygmaea	Fucus spiralis	Fucus vesiculosus	Fucus vesiculosus	Fucus serratus (zone supérieure)	Fucus serratus (zone moyenne)	Fucus serratus (zone inférieure)	Laminaires
Gibbula umbilicalis		2	1	10	17	33	27	10		
Gibbula pennanti				0,5	7	24	37	31	0,5	
Gibbula cineraria					0,5	0,5	2	6	46	45
Tricolia pullus					49	49	2			
Patella vulgata		12	6	15	25	21	12	8	1	
Patella intermedia		8	2	20	37	30	3			
Patella aspera			1	10	22	25	27	15		
Patina pellucida									4	96
Rissoa parva					26	32	8	4	8	22
Cingula trifasciata				11	40	40	6	3		
Lacuna pallidula					8	12	30	42	8	
Littorina littorea		30	8	49	9	3	1			
Littorina saxatilis	13	30	20	14	11	10	2			
Littorina rudis	32	45	18	5						
Littorina littoralis				2	11	17	25	31	14	
Littorina neritoides	85	10	5							
Bittium reticulatum			1	5	17	23	14	17	11	12
Trivia arctica						9		14	30	47
Ocenebra erinacea							9	45	38	8
Ocenebra edwardsi							12	62	26	
Ocenebra corallina								3	28	69
Thais lapillus		3	1	9	20	21	25	20	1	
Nassarius reticulatus							62	38		
Nassarius incrassatus							8	21	41	30
Nassarius pygmaea									9	91
2 - BIVALVES										
Anomia ephippium							9	9	45	27
Mytilus edulis				11	38	30	19	6		2
Chlamys varia								12	25	62
Ostrea edulis								30	68	2
Crassostrea angulata						45	51	4		
Lasea rubra			31	1	34	32	2			
Irus irus								3	51	46
Hiatella arctica								23	44	33

Tabl. 11 : Coefficients de Présence (P) des principaux Mollusques intertidaux en faciès rocheux et en mode battu.

1) Répartition selon le niveau cotidal.

a) Zone inférieure des lichens.

Par ses rares lichens, elle est très semblable à son homologue en mode semi-battu ; cependant, cette zone (rocher du Tourc'h) est presque totalement immergée à chaque marée moyenne.

A ce niveau *Chthamalus stellatus* (Poli), espèce relativement méridionale, est plus abondante que *Balanus balanoides* (Linné), espèce septentrionale. Les autres Crustacés que l'on trouvait en abondance en mode semi-battu, sont absents.

La faune malacologique est la suivante :

Préférantes

Littorina neritoides (Linné)

Littorina saxatilis subsp. *rudis* (Maton)

Accessoire

Littorina saxatilis (Olivi)

Littorina neritoides se trouve en très grande abondance, beaucoup plus qu'en mode semi-battu et sa répartition est assez homogène sur une hauteur de 1,50 m. La zone inférieure des lichens correspond donc, en mode battu, au biotope préférentiel de *Littorina neritoides*.

b) Niveaux à *Pelvetia canaliculata* et *Fucus spiralis*.

Nous avons groupé ces deux niveaux car leurs faune et flore respectives sont très semblables.

Les algues y sont très clairsemées et de taille réduite. Les balanes : *Chthamalus stellatus* et *Balanus balanoides* sont abondantes et représentées en quantité à peu près égale. *Actinia equina* Linné est très abondant dans les cuvettes.

Les Mollusques inféodés à ce niveau sont :

-- Niveau à *Pelvetia canaliculata* :

Préférantes

Littorina saxatilis subsp. *rudis* (Maton)

Littorina saxatilis (Olivi)

Littorina littorea (Linné)

Accessoires

Patella vulgata (Linné)
Littorina neritoides (Linné)

Accidentelles

Patella intermedia (Jeffreys)
Thais lapillus (Linné)
Gibbula umbilicalis (da Costa)

-- Niveau à *Fucus spiralis* :

Préférantes

Littorina littorea (Linné)
Patella intermedia (Jeffreys)

Accessoires

Littorina saxatilis (Olivi)
Patella vulgata (Linné)
Mytilus edulis Linné
Cingula trifasciata (Adams)
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Patella aspera (Lamarck)

Accidentelles

Thais lapillus (Linné)
Littorina saxatilis subsp. *rudis* (Maton)
Littorina littoralis (Linné)
Lasea rubra (Montagu)
Gibbula pennanti (Philippi)
Bittium reticulatum (da Costa)

Les différentes espèces de *Littorina* sont, le plus souvent, localisées dans les cuvettes ou dans les anfractuosités du rocher et groupées par populations relativement denses.

c) Niveau à *Lichina pygmaea*.

Lichina pygmaea est très développé, surtout sur les parois rocheuses non exposées directement à l'assaut des vagues. *Lasea rubra*, moins abondant qu'en mode semi-battu, y trouve néanmoins son biotope préférentiel.

La faune malacologique y est la suivante :

Préférantes

Lasea rubra (Montagu)

Littorina saxatilis (Olivi)

Accessoire

Littorina saxatilis subsp. *rudis* (Maton)

Accidentelles

Littorina littorea (Linné)

Patella vulgata (Linné)

Littorina neritoides (Linné)

Patella intermedia (Jeffreys)

Gibbula umbilicalis (da Costa)

Patella aspera (Lamarck)

Bittium reticulatum (da Costa)

Thais lapillus (Linné)

d) Niveaux à *Fucus vesiculosus evesiculosus* et à *Fucus vesiculosus*.

Nous sommes ici sur la moulière, très homogène, très dense, formant une véritable ceinture autour du rocher du Tourc'h . Située au niveau de la mi-marée, cette zone est caractérisée par une couverture algale très réduite et très clairsemée.

Par contre, les balanes *(Balanus balanoides)* trouvent là un milieu préférentiel en recouvrant complètement le rocher.

Les byssus des moules jouent le rôle de filtre et, les courants étant particulièrement forts au cours des marées montante et descendante, la nourriture est abondante ; il en résulte une grande concentration d'animaux microphages, phytophages détritivores et, par suite, de nombreux prédateurs. Nous avons ici un bel exemple de réalisation d'une chaîne trophique.

Les Mollusques vivant dans ce biotope sont, selon l'altitude :

-- Haut de la Moulière (niveau à *Fucus vesiculosus evesiculosus*) :

Préférantes

Tricolia pullus (Linné)

Cingula trifasciata (Adams)

Mytilus edulis Linné

Patella intermedia (Jeffreys)

Lasea rubra (Montagu)

Rissoa parva (da Costa)

Patella vulgata (Linné)
Patella aspera (Lamarck)
Thais lapillus (Linné)

Accessoires

Gibbula umbilicalis (da Costa)
Bittium reticulatum (da Costa)
Littorina littoralis (Linné)
Littorina saxatilis (Olivi)

Accidentelles

Littorina littorea (Linné) (1)
Lacuna pallidula (da Costa)
Gibbula pennanti (Philippi)
Gibbula cineraria (Linné)

-- Parties moyenne et inférieure de la Moulière (niveau à *Fucus vesiculosus*) :

Préférantes

Tricolia pullus (Linné)
Crassostrea angulata (Lamarck)
Cingula trifasciata (Adams)
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Rissoa parva (da Costa)
Lasea rubra (Montagu)
Mytilus edulis Linné
Patella intermedia (Jeffreys)
Patella aspera (Lamarck)
Gibbula pennanti (Philippi)
Bittium reticulatum (da Costa)
Thais lapillus (Linné)
Patella vulgata (Linné)

Accessoires

Littorina littoralis (Linné)
Lacuna pallidula (da Costa)
Littorina saxatilis (Olivi)

---

(1) Nous n'avons tenu compte ici que des individus de *Littorina littorea*, adultes (hauteur de la coquille égale à 12 mm ou plus).

Accidentelles

Trivia arctica (Pulteney)

Littorina littorea (Linné)

Gibbula cineraria (Linné)

Nous avons pu constater d'emblée que de nombreuses petites espèces, le plus souvent microphages, trouvent un milieu préférentiel dans les byssus des moules, en raison de l'abondance de la nourriture et de la protection offerte contre les courants trop violents.

L'huître portugaise : *Crassostrea angulata*, espèce méridionale dont l'écologie dans la région a été étudiée de façon approfondie par MARTEIL (1960), trouve, à ce niveau un milieu préférentiel pour sa fixation. Selon cet auteur, la pointe de Penvins marque actuellement la limite la plus septentrionale de la distribution de *Crassostrea angulata* sur la côte atlantique française ; avant 1948, cette répartition était limitée au sud de la Loire.

e) Niveau à *Fucus serratus* :

La faune des Mollusques prédateurs y est particulièrement riche . Ainsi la population de *Thais lapillus*, très abondante, forme une véritable ceinture à la base de la moulière. Comme en mode semi-battu, nous trouvons également *Balanus perforatus* (Brugn) . Deux espèces phytophages deviennent abondantes : *Lacuna pallidula* et *Littorina littoralis*.

Dans la zone supérieure à *Fucus serratus*, *Gibbula umbilicalis* domine, pour laisser la place à *Gibbula pennanti* dans la zone plus inférieure . La proximité de la moulière (centre de concentration de la nourriture) entraîne l'existence d'une faune malacologique aussi bien représentée en espèces microphages qu'en espèces prédatrices.

-- *Partie supérieure* :

La faune des Mollusques est ainsi constituée :

Préférantes

Nassarius reticulatus (Linné)

Crassostrea angulata (Lamarck)

Gibbula pennanti (Philippi)

Lacuna pallidula (da Costa)

Patella aspera (Lamarck)

Gibbula umbilicalis (da Costa)

Thais lapillus (Linné)
Littorina littoralis (Linné)

Accessoires

Mytilus edulis Linné
Bittium reticulatum (da Costa)
Patella vulgata (Linné)
Ocenebra edwardsi (Payraudeau)
Modiolus barbatus (Linné)

Accidentelles

Ocenebra erinacea (Linné)
Anomia ephippium Linné
Rissoa parva (da Costa)
Nassarius incrassatus (Ström)
Cingula trifasciata (Adams)
Patella intermedia (Jeffreys)
Gibbula cineraria (Linné)
Tricolia pullus (Linné)
Littorina saxatilis (Olivi)
Lasea rubra (Montagu)
Littorina littorea (Linné)

-- *Partie moyenne :*

La densité algale est moyenne et, cette zone s'oppose par son revêtement algal relativement important, à toutes celles situées au-dessus et que nous venons de décrire.

Les Mollusques inféodés à cet horizon algal sont :

Préférantes

Ocenebra edwardsi (Payraudeau)
Ocenebra erinacea (Linné)
Lacuna pallidula (da Costa)
Nassarius reticulatus (Linné)
Gibbula pennanti (Philippi)
Littorina littoralis (Linné)
Ostrea edulis Linné
Hiatella arctica (Linné)
Nassarius incrassatus (Ström)
Thais lapillus (Linné)

Accessoires

Bittium reticulatum (da Costa)
Patella aspera (Lamarck)
Trivia arctica (Pulteney)
Chlamys varia (Linné)
Gibbula umbilicalis (da Costa)

Accidentelles

Anomia ephippium Linné
Patella vulgata (Linné)
Mytilus edulis Linné
Gibbula cineraria (Linné)
Rissoa parva (da Costa)
Crassostrea angulata (Lamarck)
Cingula trifasciata (Adams)
Irus irus (Linné)
Ocenebra corallina (Scacchi)

L'huitre plate : *Ostrea edulis* trouve, à ce niveau, son biotope préférentiel de fixation et remplace l'huitre portugaise : *Crassostrea angulata* . La présence de *Cingula trifasciata*, *Tricolia pullus* et *Lasea rubra* est liée à celle de *Mytilus edulis*.

-- *Partie inférieure :*

Ce niveau inférieur à *Fucus serratus* est caractérisé surtout par la présence de nombreux blocs et cailloux et donc par la dominance "d'espèces lithales " comme dans le mode semi-battu.

L'étoile de mer *Asteria rubens* y est très abondante, fixée sous les blocs. La surface occupée par les graviers et les sables plus ou moins vaseux est relativement importante et occupée par de nombreuses petites espèces telles que les *Rissoidae*, les *Adeorbidae* et les *Cerithiidae* . Il faut noter que nous avons récolté à plusieurs reprises quelques individus de *Patina pellucida* sur les frondes de *Fucus serratus* .

Sur la face inférieure des blocs et des cailloux existent les mêmes peuplements animaux qu'en mode semi-battu. Les crabes : *Macropipus puber* Linné , *Pachygrapsus marmoratus* Stemp et *Eriphia spinifrons* Herbst sont abondants .

La faune malacologique de ce niveau est la suivante :

Préférantes

Ostrea edulis Linné
Irus irus (Linné)
Gibbula cineraria (Linné)
Anomia ephippium Linné
Hiatella arctica (Linné)
Nassarius incrassatus (Ström)
Ocenebra erinacea (Linné)
Trivia arctica (Pulteney)
Ocenebra corallina (Scacchi)
Ocenebra edwardsi (Payraudeau)
Chlamys varia (Linné)

Accessoires

Littorina littoralis (Linné)
Bittium reticulatum (da Costa)

Accidentelles

Nassarius pygmaeus (Lamarck)
Lacuna pallidula (da Costa)
Rissoa parva (da Costa)
Thais lapillus (Linné)
Patina pellucida (Linné)
Patella vulgata (Linné)
Gibbula pennanti (Philippi)

f) Niveau des Laminaires :

Les Laminaires ne découvrent, à Penvins, que lors des marées de vive eau (coefficient égal au moins à 105). Ces fucales forment une véritable ceinture autour du rocher du Tourc'h. Nous trouvons donc là des espèces pour lesquelles toute émersion trop prolongée entraînerait la mort.

Les Laminaires les plus abondantes sont surtout des représentants de l'espèce *Laminaria digitata* (Linné) auxquels nous nous sommes particulièrement intéressé pour l'étude de leur faune malacologique.

Les sables et les graviers sont très abondants entre les blocs et contiennent surtout des *Rissoidae* . *Marthasterias glacialis* (Linné), fixé sur les blocs, remplace à ce niveau *Asterias rubens* Linné.

Pour les biotopes lithaux, nous trouvons le même peuplement que pour le biotope à *Gibbula cineraria - Nassarius incrassatus* du mode semi-battu.

Enfin le crabe *Eriphia spinifrons* Herbst est très commun entre les stipes des Laminaires.

Nous avons précisé la localisation (1) pour chaque élément de la faune malacologique inféodée à ce niveau.

Electives

Patina pellucida (Linné) (ST)
Nassarius pygmaeus (Lamarck) (C,S)

Préférantes

Ocenebra corallina (Scacchi) (C,L)
Chlamys varia (Linné) (C,L)
Trivia arctica (Pulteney) (C,L)
Irus irus (Linné) (C,L)
Gibbula cineraria (Linné) (S,L)
Hiatella arctica (Linné) (C,L)
Nassarius incrassatus (Ström) (S,L)
Anomia ephippium Linné (C,L)
Rissoa parva (da Costa) (C,S)
Aeolidia papillosa (Linné)

Accessoires

Bittium reticulatum (da Costa) (C,S)
Musculus marmoratus (Forbes) (C)
Hiatella gallicana (Lamarck) (L)
Archidoris britannica (Johnston)

Accidentelles

Ocenebra erinacea (Linné) (L)
Ostrea edulis Linné (L)
Mytilus edulis Linné (C)

Comme l'a déjà signalé FISCHER (1964), on peut affirmer que *Patina pellucida* est le seul Mollusque que l'on puisse considérer comme à peu près spécifique des Laminaires. Le logement qu'il creuse dans le thalle indique que

---

(1) Espèces vivant sur les stipes des Laminaires et surtout ceux de *Laminaria digitata* (ST) ; dans les crampons ou rhizoïdes des Laminaires (C) ; dans les sables et graviers (S) ; sur les rochers et sous les blocs et les pierres (L).

l'algue représente véritablement son habitat. *Nassarius pygmaeus* est présent , mais peu abondant à ce niveau, dans les graviers et les sables.

Dans les rhizoïdes des Laminaires, existent également de nombreuses Annélides Polychètes comme *Platynereis dumerilii* (Audouin et Milne-Edwards) , *Nereis pelagica* Linné, *Eulalia viridis* (Müller) et *Halosydna gelatinosa* Sars.

L'Ectoprocte *Membranipora membranacea* (Linné) recouvre quelquefois la quasi-totalité des frondes. *Hiatella gallicana* (Lamarck) est assez abondant dans les fissures et les cavités du rocher. Enfin, *Gibbula cineraria* est très abondant à la face inférieure des blocs et des pierres, tandis que certains Opisthobranches trouvent un biotope favorable entre les stipes des diverses Laminaires.

2) Conclusion.

Comme en mode semi-battu, les paramètres : Présence (P), Dominance (D) et Dominance-Présence (D x P) (Tabl. 11, 12, 13) permettent de définir la répartition verticale des Mollusques en mode battu (Fig. 18).

Niveau	Biotope préférentiel de :
Zone inférieure des lichens	*Littorina neritoides* (Linné)
P. canaliculata - *F. spiralis*	*Littorina saxatilis* (Olivi) *Littorina littorea* (Linné)
Lichina pygmaea	*Lasea rubra* (Montagu) *Littorina saxatilis* (Olivi)
F. vesiculosus evesiculosus ..... *F. vesiculosus*	*Mytilus edulis* Linné - *Lasea rubra* (Mont.) *Cingula trifasciata* (Adams)
Fucus serratus (zone sup.)	*Littorina littoralis* (Linné) - *Thais lapillus* (Linné) - *Gibbula umbilicalis* (da Costa).
(zone moy.)	*Littorina littoralis* (Linné) - *Thais lapillus* (Linné) - *Lacuna pallidula* (da Costa)
(zone inf.)	*Gibbula cineraria* (Linné) - *Nassarius incrassatus* (Ström)
Laminaires	*Gibbula cineraria* (Linné) - *Patina pellucida* (Linné)

Espèces	Zone inférieure des lichens	Pelvetia canaliculata	Lichina pygmaea	Fucus spiralis	Fucus ves. evesiculosus	Fucus vesiculosus	Fucus serratus (zone supérieure)	Fucus serratus (zone moyenne)	Fucus serratus (zone inférieure)	Laminaires
1 - GASTÉROPODES										
Gibbula umbilicalis		0,1	0,1	0,8	0,5	7	18	3,1		
Gibbula pennanti				0,1	0,1	0,5	5,1	4,8	1,2	
Gibbula cineraria					0,1	0,1	1	2,9	23	31
Tricolia pullus					2,5	1,8	0,1			
Patella vulgata		3,2	0,1	4	1,3	1	2,5	1,6	0,1	
Patella intermedia		0,8	0,1	1	0,6	0,8	0,2			
Patella aspera			0,1	0,2	0,2	0,2	1,3	1		
Patina pellucida									0,2	38
Rissoa parva					6	9	1	0,5	6,4	8
Cingula trifasciata				0,1	8	7	0,8	0,1		
Lacuna pallidula					0,1	0,1	4	8,2	1,9	
Littorina littorea		13	0,2	16	11	6	0,2			
Littorina saxatilis	9	71	35	51	2	2	0,1			
Littorina rudis	21	12	7	9						
Littorina littoralis				0,1	0,1	0,3	25	31	11	
Littorina neritoides	75	10	1							
Bittium reticulatum			0,1	0,4	2	3	19	8	13	9
Trivia arctica						0,1		0,1	5,2	1,1
Ocenebra erinacea							4	4,5	1	0,1
Ocenebra edwardsi							0,1	0,2	0,1	
Ocenebra corallina								0,1	1	3,8
Thais lapillus		0,5	0,1	0,3	5	10	36	28	2	
Nassarius reticulatus							2,8	1,5		
Nassarius incrassatus							1,6	2,7	9	8
Nassarius pygmaeus									3	5,2
2 - BIVALVES										
Anomia ephippium							1	2,3	4	17
Mytilus edulis				3	45	48	8	5		3
Chlamys varia								0,8	3	6
Ostrea edulis								0,1	0,2	0,1
Crassostrea angulata						0,1	0,2	0,1		
Lasea rubra			62	0,3	29	30	1,6			
Irus irus								0,1	5	3,6
Hiatella arctica								0,2	7	1,4
Divers	1	1,5	0,3	10	12,3	6,1	5	5	11,5	8,2

Tabl. 12 : Coefficients de Dominance (D) des principaux Mollusques intertidaux, en faciès rocheux et en mode battu.

Espèces	Zone inférieure des lichens	Pelvetia canaliculata	Lichina pygmaea	Fucus spiralis	Fucus ves. evesiculosus	Fucus vesiculosus	Fucus serratus (zone supérieure)	Fucus serratus (zone moyenne)	Fucus serratus (zone inférieure)	Laminaires
1 - GASTÉROPODES										
Gibbula umbilicalis		0,2	0,1	8	8,5	231	486	31		
Gibbula pennanti				0,05	0,7	12	188	148	0,6	
Gibbula cineraria					0,05	0,05	2	17,4	1058	1395
Tricolia pullus					122,5	88,5	0,2			
Patella vulgata		38,4	0,6	60	32,5	21	30	12,8	0,1	
Patella intermedia		6,4	0,2	20	22,5	24	0,6			
Patella aspera			0,1	2	4,4	5	3,5	15		
Patina pellucida									0,8	3648
Rissoa parva					156	288	8	2	5,2	176
Cingula trifasciata				1,1	320	280	4,8	0,3		
Lacuna pallidula					0,8	1,2	120	344,4	15,2	
Littorina littorea		390	1,6	784	99	9	0,2			
Littorina saxatilis	117	2130	700	714	22	20	0,2			
Littorina rudis	672	540	126	45						
Littorina littoralis				0,2	1,1	5,1	625	961	151	
Littorina neritoides	6375	100	5							
Bittium reticulatum			0,1	2	34	69	266	136	143	108
Trivia arctica						0,9		1,4	156	51,7
Ocenebra erinacea							36	202,5	38	0,8
Ocenebra edwardsi							1,2	12,4	2,6	
Ocenebra corallina								0,3	28	262,2
Thais lapillus		1,5	0,1	27	100	210	900	560	2	
Nassarius reticulatus							173,6	57		
Nassarius incrassatus							12,8	147	369	240
Nassarius pygmaeus									27	473,6
2 - BIVALVES										
Anomia ephippium							9	20,7	180	45,9
Mytilus edulis				33	1710	1444	104	30		6
Chlamys varia								9,6	7,5	378
Ostrea edulis								3	13,6	0,2
Crassostrea angulata						4,5	10,2	0,4		
Lasea rubra			1922	0,3	986	960	3,2			
Irus irus								0,3	255	165,6
Hiatella arctica								4,6	308	46,2

Tabl. 13 : Coefficients de Dominance-Présence (D x P) des principaux Mollusques, en faciès rocheux et en mode battu.

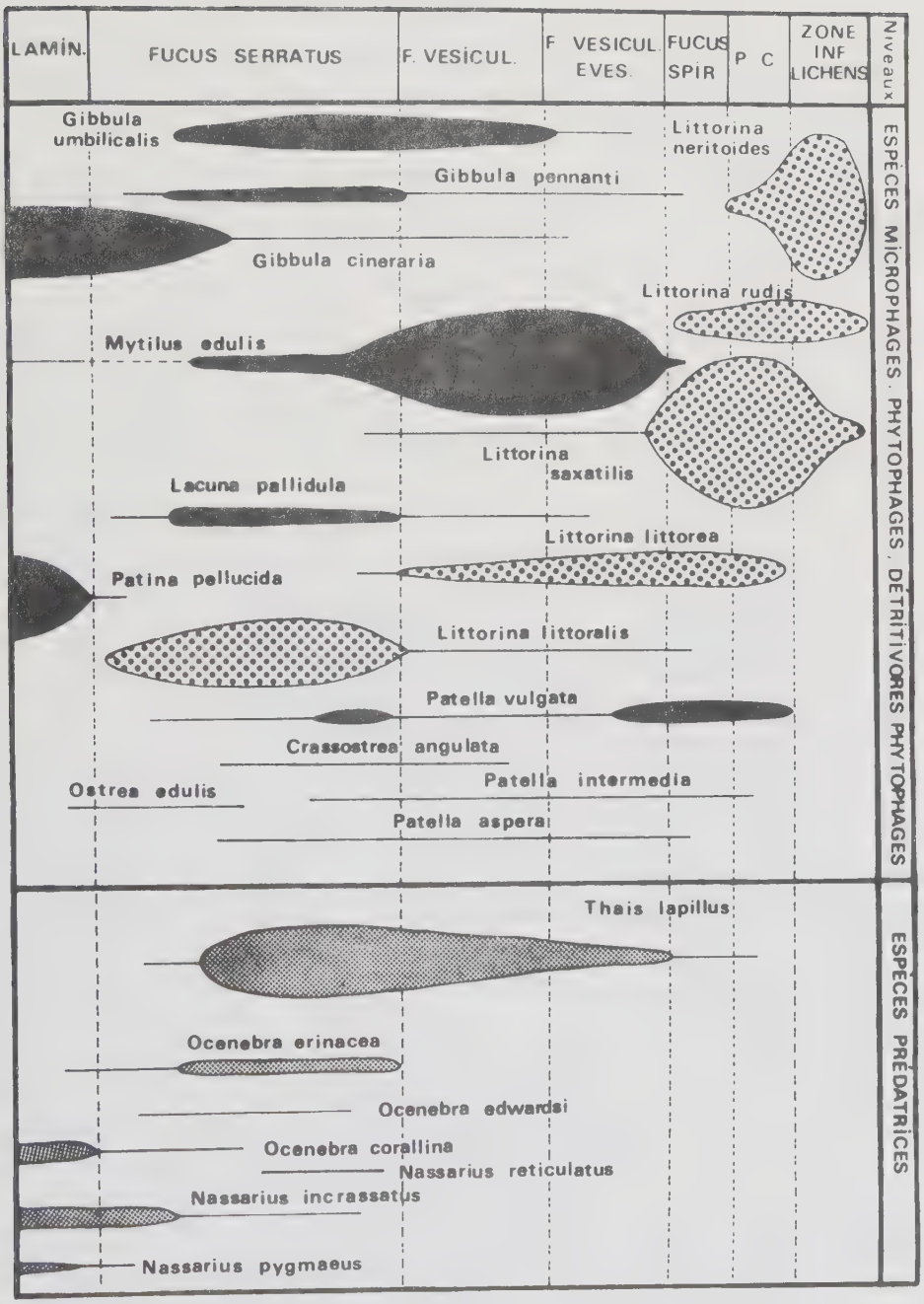


Fig. 18 - Répartition des Mollusques intertidaux, en faciès rocheux et en mode battu.

C - REPARTITION EN MODE ABRITE.

Comme pour les autres modes, il nous a été possible d'établir un tableau des différentes valeurs du paramètre présence (P) aux divers niveaux du mode abrité (Tabl. 14).

Ainsi, en nous référant à l'échelle de fidélité des espèces, nous pouvons caractériser chaque niveau par une liste d'espèces .

Espèces	Zone inférieure des lichens	Pelvetia canaliculata	Fucus spiralis	Ascophyllum nodosum	Fucus vesiculosus	Fucus serratus (zone supérieure)	Fucus serratus (zone moyenne)	Fucus serratus (zone inférieure)
1 - GASTÉROPODES								
Gibbula umbilicalis			1	8	32	48	9	2
Gibbula pennanti				2	21	46	26	5
Gibbula cineraria						14	37	49
Patella vulgata			10	18	43	21	8	
Rissoa parva				2	7	10	25	56
Littorina littorea		2	26	48	20	4		
Littorina saxatilis	20	48	32					
Littorina rudis	31	63	6					
Littorina littoralis			3	51	3	11	3	1
Littorina neritoides	96	4						
Bittium reticulatum				4	28	19	34	15
Ocenebra erinacea					2	18	56	24
Thais lapillus				20	31	36	10	3
Nassarius incrassatus						7	23	70
2 - BIVALVES								
Anomia ephippium				6	10	9	31	44
Chlamys varia					6	11	28	55
Irus irus						8	11	81

Tabl. 14 : Coefficients de Présence (P) des principaux Mollusques intertidaux, en faciès rocheux et en mode abrité.

1) Répartition selon le niveau cotidal.

a) Zone inférieure des lichens.

Elle est identique à ses homologues des modes semi-battu et battu; cependant les lichens y sont plus abondants.

La faune malacologique est la suivante :

Elective

Littorina neritoides (Linné)

Préférantes

Littorina saxatilis subsp. *rudis* (Maton)

Littorina saxatilis (Olivi)

Il faut noter que *Littorina neritoides* est beaucoup moins abondant que dans les autres modes.

b) Niveaux à *Pelvetia canaliculata* et *Fucus spiralis*.

Les fucales *Pelvetia canaliculata* et *Fucus spiralis* forment une ceinture homogène, sur une largeur de quelques mètres. La densité algale est très forte.

Les Mollusques inféodés à ces niveaux sont :

-- Niveau à *Pelvetia canaliculata* :

Préférantes

Littorina saxatilis subsp. *rudis* (Maton)

Littorina saxatilis (Olivi)

Accidentelles

Littorina neritoides (Linné)

Littorina littorea (Linné)

Comme dans les autres modes, *Littorina saxatilis* et *Littorina rudis* se trouvent dans les fissures et les anfractuosités du rocher ou dans les cuvettes.

-- Niveau à *Fucus spiralis* :

Préférantes

Littorina saxatilis (Olivi)

Littorina littorea (Linné)

Accessoire

Patella vulgata (Linné)

Accidentelles

Littorina saxatilis subsp. *rudis* (Maton)

Littorina littoralis (Linné)

Gibbula umbilicalis (da Costa)

c) Niveau à *Ascophyllum nodosum.*

Ascophyllum nodosum caractérise le mode abrité. Le revêtement algal est très épais et très homogène . Si la densité algale est très forte, par contre les animaux sont peu nombreux du fait du manque de nourriture.

C'est dans ce biotope que nous trouvons les plus grands représentants de *Littorina littorea*, par le fait que les détritus algaux sont nombreux. Le crabe *Carcinus maenas* est présent, mais peu abondant.

Les Mollusques inféodés à ce biotope sont :

Préférantes

Littorina littoralis (Linné)
Littorina littorea (Linné)
Thais lapillus (Linné)

Accessoire

Patella vulgata (Linné)

Accidentelles

Gibbula umbilicalis (da Costa)
Anomia ephippium Linné
Bittium reticulatum (da Costa)
Gibbula pennanti (Philippi)
Rissoa parva (da Costa)

d) Niveau à *Fucus vesiculosus.*

Préférantes

Patella vulgata (Linné)
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Littorina littoralis (Linné)
Thais lapillus (Linné)
Bittium reticulatum (da Costa)
Gibbula pennanti (Philippi)
Littorina littorea (Linné)

Accessoire

Anomia ephippium Linné

Accidentelles

Rissoa parva (da Costa)

Chlamys varia (Linné)
Ocenebra erinacea (Linné)

e) Niveau à *Fucus serratus* :

Les blocs et les pierres y sont très nombreux et les "espèces lithales" sont donc abondantes.

La faune malacologique est la suivante, selon l'altitude :

-- *Partie supérieure* :

Préférantes
Gibbula umbilicalis (da Costa)
Gibbula pennanti (Philippi)
Thais lapillus (Linné)
Patella vulgata (Linné)

Accidentelles
Bittium reticulatum (da Costa)
Ocenebra erinacea (Linné)
Gibbula cineraria (Linné)
Littorina littoralis (Linné)
Chlamys varia (Linné)
Rissoa parva (da Costa)

Accidentelles
Anomia ephippium Linné
Trus irus (Linné)
Nassarius incrassatus (Ström)
Littorina littorea (Linné)

-- *Partie moyenne* :

Préférantes
Ocenebra erinacea (Linné)
Gibbula cineraria (Linné)
Bittium reticulatum (da Costa)
Anomia ephippium Linné
Chlamys varia (Linné)
Gibbula pennanti (Philippi)
Rissoa parva (da Costa)
Nassarius incrassatus (Ström)

Accessoires

Irus irus (Linné)

Thais lapillus (Linné)

Accidentelles

Gibbula umbilicalis (da Costa)

Patella vulgata (Linné)

Littorina littoralis (Linné)

-- *Partie inférieure :*

Préférantes

Irus irus (Linné)

Nassarius incrassatus (Ström)

Rissoa parva (da Costa)

Chlamys varia (Linné)

Gibbula cineraria (Linné)

Anomia ephippium Linné

Ocenebra erinacea (Linné)

Accessoire

Bittium reticulatum (da Costa)

Accidentelles

Gibbula pennanti (Philippi)

Thais lapillus (Linné)

Gibbula umbilicalis (da Costa)

Littorina littoralis (Linné)

Gibbula cineraria est abondant sous les pierres et les blocs avec surtout *Porcellana longicornis* (Pennant), *Porcellana platycheles* (Pennant) (Crustacés Brachyoures), *Pomatoceros triqueter* Linné (Polychètes) et *Thais lapillus* .

2) Conclusion.

Les paramètres : Présence (P), Dominance (D) et Dominance - Présence (D x P) (Tabl. 14, 15, 16) permettent de définir une répartition verticale des Mollusques en mode abrité (Fig. 19).

Niveau	Biotope préférentiel de :
Zone inférieure des lichens	*Littorina neritoides* (Linné)
P. canaliculata - *F. spiralis*	*Littorina saxatilis* (Olivi)
Ascophyllum nodosum	*Littorina littoralis* (Linné) *Littorina littorea* (Linné)
Fucus vesiculosus	*Littorina littoralis* (Linné) *Patella vulgata* (Linné)
Fucus serratus (zone sup.).....	*Littorina littoralis* (Linné) *Littorina umbilicalis* (da Costa) *Gibbula pennanti* (Philippi)
(zone moy.et inf.)..	*Gibbula cineraria* (Linné)

Espèces	Zone inférieure des lichens	Pelvetia canaliculata	Fucus spiralis	Ascophyllum nodosum	Fucus vesiculosus	Fucus serratus (zone supérieure)	Fucus serratus (zone moyenne)	Fucus serratus (zone inférieure)
1 - GASTÉROPODES								
Gibbula umbilicalis			0,1	0,6	6	10	8	0,3
Gibbula pennanti				0,1	1	7	16	1
Gibbula cineraria						11	28	37
Patella vulgata			10	8	23	13	2	
Rissoa parva				0,2	0,4	1,2	4	2,1
Littorina littorea		16	25	36	14	3		
Littorina saxatilis	43	57	52					
Littorina rudis	17	23	8					
Littorina littoralis			0,8	48	50	41	11	8
Littorina neritoides	38	1						
Bittium reticulatum				5	11	5	12	21
Ocenebra erinacea					0,2	3	4	2
Thais lapillus				2	4	3	14	8
Nassarius incrassatus						2	8	7
2 - BIVALVES								
Anomia ephippium				0,6	1,2	5,2	6	1,5
Chlamys varia					0,1	0,8	2	4
Irus irus						0,2	1,3	1,6
Divers	1	2,3	2,5	1,7	5,4	4,1	3,2	8

Tabl. 15 : Coefficients de Dominance (D) des principaux Mollusques intertidaux, en faciès rocheux et en mode abrité.

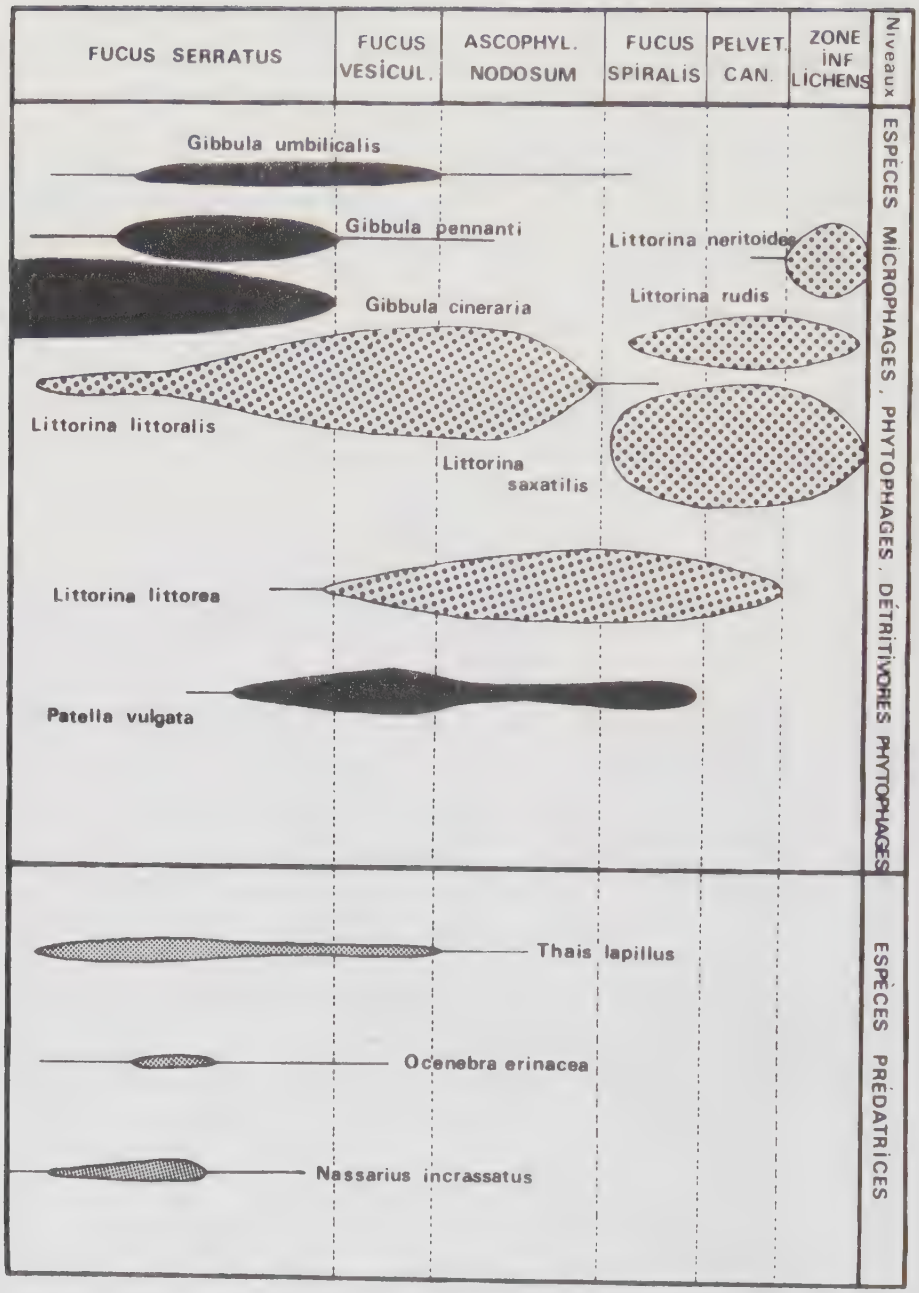


Fig. 19 - Répartition des Mollusques intertidaux, en faciès rocheux et en mode abrité.

Espèces	Zone inférieure des lichens	Pelvetia canaliculata	Fucus spiralis	Ascophyllum nodosum	Fucus vesiculosus	Fucus serratus (zone supérieure)	Fucus serratus (zone moyenne)	Fucus serratus (zone inférieure)
1 - GASTÉROPODES								
Gibbula umbilicalis			0,1	4,8	192	480	72	0,6
Gibbula pennanti				0,2	21	322	416	5
Gibbula cineraria						154	1036	1813
Patella vulgata			100	144	989	273	16	
Rissoa parva				0,4	2,8	12	100	117,6
Littorina littorea		32	650	1728	280	12		
Littorina saxatilis	860	2736	1664					
Littorina rudis	527	1449	48					
Littorina littoralis			2,4	2448	1850	451	33	8
Littorina neritoides	3648	4						
Bittium reticulatum				20	308	95	408	315
Ocenebra erinacea					0,4	54	224	48
Thais lapillus				40	124	108	140	24
Nassarius incrassatus						14	184	430
2 - BIVALVES								
Anomia ephippium				3,6	12	46,8	186	66
Chlamys varia					0,6	8,8	56	220
Irus irus						1,6	14,3	129,6

Tabl. 16 : Coefficients de Dominance-Présence (D x P) des principaux Mollusques intertidaux, en faciès rocheux et en mode abrité.

D - ESSAI D'EXPLICATION DE LA REPARTITION DES MOLLUSQUES INFEODES AU SUBSTRAT ROCHEUX . CAS DES LITTORINES .

De cette étude de la répartition verticale des Mollusques, nous pouvons dégager un certain nombre de faits essentiels. La répartition des différentes espèces est due à un ensemble de facteurs tels que : *le revêtement algal, la température, la luminosité, le temps d'exondation* et par la même *l'humidité*, et varie, ainsi que nous l'avons démontré, en fonction du niveau cotidal et du mode.

1) Facteurs conditionnant la répartition verticale des Mollusques et, en particulier, des Littorines.

Plusieurs facteurs conditionnent la répartition verticale des diverses espèces de Mollusques.

-- Le temps d'exondation, qui est fonction du niveau, de l'importance de la marée et du vent, peut être considéré comme l'un des facteurs essentiels, car il conditionne tous les autres facteurs et, en particulier, l'humidité.

-- Le revêtement algal est d'une importance capitale pour les espèces tant "algales" (phytophages) que "lithales" (détritivores phytophages), l'absence de l'algue élimine ses Mollusques. L'inclinaison intervient également comme l'a montré HERBERTS (1964) ; quand le substrat tend vers la verticale, les algues se réduisent tandis que les animaux apparaissent plus nombreux. Certains auteurs ont pensé et quelquefois mis en évidence la préférence d'une espèce pour une algue donnée ; ainsi VAN DONGEN (1956) a montré expérimentalement que *Littorina littoralis* est attiré par les Fucacées.

-- La température varie avec le niveau . Chaque espèce possède une zone de tolérance thermique, c'est-à-dire une gamme de températures compatibles avec sa vie. Cependant, si la température joue un rôle capital pour les "espèces algales", il n'en est pas de même pour les "espèces lithales" qui vivent dans des micro-milieux où les écarts de température sont faibles.

-- La luminosité, par ses variations, a une action sur les différentes espèces vivant à la surface du rocher, mais il est très difficile de mesurer de façon précise sa valeur sur le terrain. Il est bien évident que la luminosité n'est pas la même à l'intérieur d'une fissure ou sous un revêtement algal épais, et sur le rocher nu ou sur les algues . EVANS (1965) a étudié expérimentalement , en aquarium, les réactions à la lumière des diverses littorines ; il reste à vérifier que ces résultats sont valables dans les conditions naturelles.

-- L'humidité varie, avec le niveau, la pluviomètrie, la température,et le vent qui provoque une évaporation plus ou moins importante . Au cours d'une marée, l'humidité passe par un minimum qui dépend du niveau considéré.

A tous ces facteurs, il faut ajouter la salinité qui varie surtout avec la pluviosité et le vent ; enfin, le géotropisme négatif des espèces a également un rôle capital : les différents Mollusques ayant toujours tendance à s'élever (TATTERSALL, 1920), il pourrait exister une série de barrières infranchissables selon les différentes espèces.

2) Variation avec le niveau cotidal.

La notion de niveau, dans la zone intertidale, est très ambigüe, car il existe de nombreux micro-milieux algaux et lithaux qui retiennent plus ou moins longtemps leur eau d'imprégnation et ne s'assèchent jamais totalement.

En tout mode, nous pouvons constater qu'il existe toujours une zonation des Mollusques . Les Gastéropodes forment certainement, parmi toutes les classes de Mollusques, celle qui possède le maximum d'espèces à répartition verticale bien définie. Cette zonation verticale, en faciès rocheux, est donc caractéristique. Elle résulte sans doute d'un ensemble de facteurs plus ou moins défavorables caractérisant la sélectivité du milieu (DRACH,1948).

Les"espèces lithales", beaucoup plus nombreuses que les "espèces algales" proprement dites, présentent la zonation la plus nette, ce qui laisse à penser que le milieu lithal (rochers nus, dessous de blocs et de pierres, interstices, micro-grottes, graviers, sables) est beaucoup plus sélectif que les milieux algaux.

Ainsi, au sein d'une même famille ou d'un même genre, les différents genres ou espèces présentent une zonation écologique très nette. Pour les *Littorinidae*, les diverses espèces du genre *Littorea* sont parfaitement zonées. Il est également curieux de constater que mêmes les espèces prédatrices sont étagées.

Il faut noter que la diversité des Mollusques prédateurs (*Thais* , *Ocenebra*, *Nassarius*) s'atténue à mesure que l'on s'éloigne vers les hauts niveaux . Il existe donc un certain gradient des Mollusques carnivores dans la zone de balancement des marées.

On constate également que plus le niveau est bas, plus le nombre d'espèces est élevé . Nous pouvons calculer la valeur des coefficients de diversité des Mollusques pour les différents niveaux (DRACH, 1948) (Tabl. 17) .

Le coefficient de diversité d'un groupe à un niveau donné est égal au rapport du nombre d'espèces du groupe trouvées à ce niveau et du nombre total d'espèces de ce groupe vivant en faciès rocheux. Nous remarquons ainsi que le coefficient de diversité des Mollusques augmente progressivement depuis les hauts niveaux jusqu'au niveau à *Fucus serratus* (zone supérieure) où il atteint un palier, puis diminue dans la zone la plus inférieure du *Fucus serratus*, pour atteindre sa valeur minimum, en mode battu, au niveau des Laminaires.

En mode abrité, le coefficient de diversité a tendance à diminuer plus vite que dans les autres modes puisqu'il décroît dès la zone moyenne à *Fucus serratus*. En dessous du niveau des basses mers de vive eau (B.M.V.E.), ce coefficient doit certainement augmenter de nouveau, par l'apparition de nouvelles espèces n'existant pas dans la zone de balancement des marées et la persistance de nombreuses formes intertidales.

Niveau	Coefficient de diversité (Mollusques)		
	mode battu	mode semi-battu	mode abrité
Zone inférieure des lichens ...	0,09	0,11	0,17
Pelvetia canaliculata	0,24	0,18	0,23
Lichina pygmaea	0,33	0,14	
Fucus spiralis	0,42	0,37	0,35
Fucus vesiculosus evesiculosus.	0,51		
Ascophyllum nodosum			0,52
Fucus vesiculosus	0,57	0,55	0,64
Fucus serratus (zone sup.)	0,69	0,81	0,82
(zone moy.)	0,72	0,81	0,76
(zone inf.)....	0,60	0,62	0,70
Laminaires	0,45		

Tabl. 17 : Coefficients de diversité (Mollusques) aux divers niveaux.

On peut donc penser qu'aux niveaux inférieurs (*Fucus serratus*), l'expansion des espèces est compétitive. A mesure que l'on s'élève, certains Mollusques sont éliminés, les espèces restantes colonisent alors le substrat au maximum. Les conditions étant moins favorables dans les hauts niveaux, les diverses espèces se localisent dans les endroits où l'humidité est suffisante (fentes , fissures, micro-grottes des rochers).

Certaines espèces n'existent qu'aux niveaux inférieurs (*Lacuna pallidula, Gibbula cineraria, Patina pellucida*), d'autres, au contraire, en disparaissent.

Ainsi, la présence et la dominance des diverses espèces de Mollusques varient selon le niveau considéré (Fig. 20).

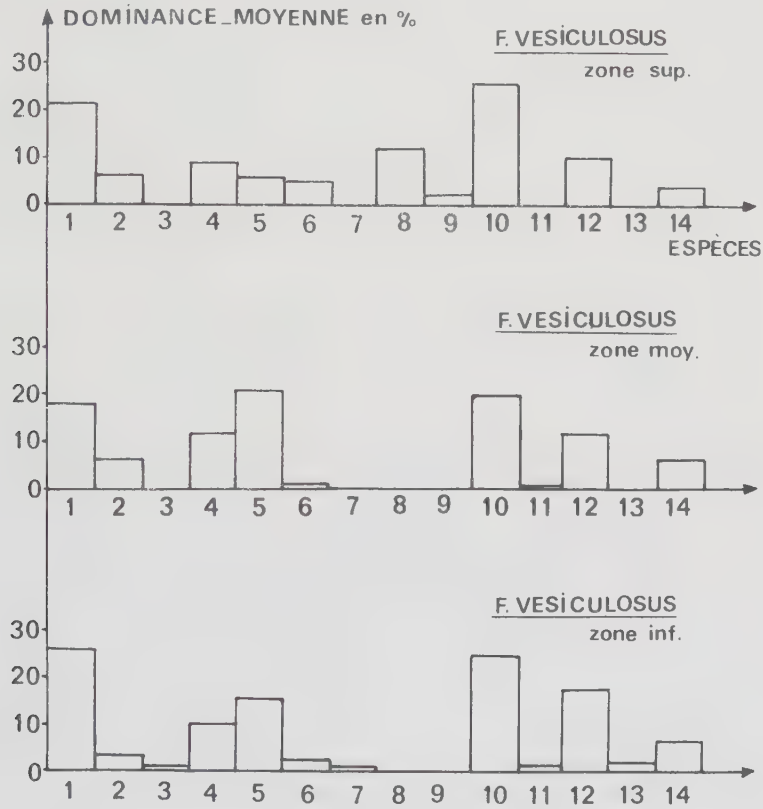


Fig. 20 - Variations altitudinales du peuplement des Mollusques, en mode semi-battu.

1. *Gibbula umbilicalis*
2. *Gibbula pennanti*
3. *Gibbula cineraria*
4. *Patella vulgata*
5. *Patella intermedia*
6. *Patella aspera*
7. *Lacuna pallidula*
8. *Littorina littorea*
9. *Littorina saxatilis*
10. *Littorina littoralis*
11. *Ocenebra erinacea*
12. *Thais lapillus*
13. *Nassarius reticulatus*
14. *Mytilus edulis*

3) Variation avec le mode.

D'une manière générale, on constate d'emblée que les peuplements de Mollusques sont beaucoup moins riches en mode abrité que dans les autres modes. La plupart étant des "espèces lithales", les biotopes les plus favorables se trouvent dans les modes battu et semi-battu , l'importance de la

turbulence de l'eau occasionnant une nourriture abondante. Les biotopes préférentiels des diverses espèces varient selon le régime alimentaire . Les microphages comme *Mytilus edulis*, *Ostrea edulis*, *Crassostrea angulata*, trouvent leur biotope préférentiel en mode battu, tandis que les détritivores phytophages comme *Littorina littoralis* préférent le mode abrité et particulièrement la zone à *Ascophyllum nodosum* riche en détritus algaux en raison du revêtement important.

L'abondance des prédateurs est étroitement liée à celle des proies (autres Mollusques, Balanes) ; les modes battu et semi-battu sont donc plus riches en espèces carnivores que le mode abrité . Des différences importantes existent entre les populations d'un même niveau selon les divers modes (Fig.21).

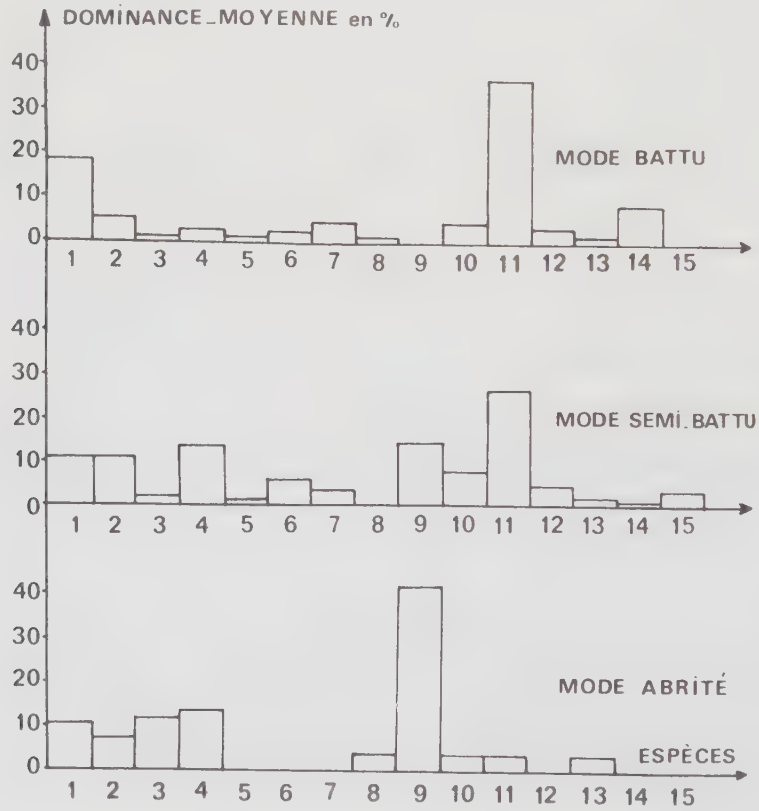


Fig. 21 - Variations du peuplement des Mollusques avec le mode (niveau à *Fucus serratus*, zone supérieure).

1. *Gibbula umbilicalis*
2. *Gibbula pennanti*
3. *Gibbula cineraria*
4. *Patella vulgata*
5. *Patella intermedia*
6. *Patella aspera*
7. *Lacuna pallidula*
8. *Littorina littorea*
9. *Littorina littoralis*
10. *Ocenebra erinacea*
11. *Thais lapillus*
12. *Nassarius reticulatus*
13. *Nassarius incrassatus*
14. *Mytilus edulis*
15. *Venerupis saxatilis*

La répartition verticale des espèces varie avec le mode ; ainsi, *Littorina littorea* se trouve aux niveaux à *Pelvetia canaliculata* et à *Fucus spiralis* en mode battu, au niveau à *Fucus spiralis* en mode semi-battu et depuis le niveau à *Pelvetia canaliculata* jusqu'à celui à *Fucus vesiculosus* en mode abrité.

On peut noter également qu'au sein d'un même genre, les différentes espèces ont chacune un mode préférentiel (Tabl. 18) . Ainsi, chez les *Patellidae*, *Patella vulgata* existe en tout mode,mais particulièrement en mode semi-battu, alors que *Patella aspera* et *Patella intermedia*, présents en modes semi-battu et battu, sont absents en mode abrité.

Espèces	Modes		
	Battu	Semi-battu	Abrité
1 - GASTEROPODES			
Gibbula umbilicalis			
Gibbula pennanti			
Gibbula cineraria			
Tricolia pullus			
Patella vulgata			
Patella intermedia			
Patella aspera			
Patina pellucida			
Rissoa parva			
Cingula trifasciata			
Lacuna pallidula			
Littorina littorea			
Littorina saxatilis			
Littorina rudis			
Littorina littoralis			
Littorina neritoides			
Bittium reticulatum			
Trivia arctica			
Ocenebra erinacea			
Ocenebra edwardsi			
Ocenebra corallina			
Thais lapillus			
Nassarius reticulatus			
Nassarius incrassatus			
Nassarius pygmaeus			
2 - BIVALVES			
Anomia ephippium			
Mytilus edulis			
Chlamys varia			
Ostrea edulis			
Crassostrea angulata			
Lasea rubra			
Irus irus			
Hiatella arctica			
Venerupis saxatilis			

Tabl. 18 : Mode préférentiel des principales espèces de Mollusques intertidaux de la pointe rocheuse de Penvins.

4) Variation avec la saison.

Il faut remarquer également que tout en conservant une répartition verticale très nette, les diverses espèces de Mollusques présentent des variations saisonnières qui se traduisent par une abondance différente et des déplacements des populations vers le haut ou vers le bas (Fig. 22).

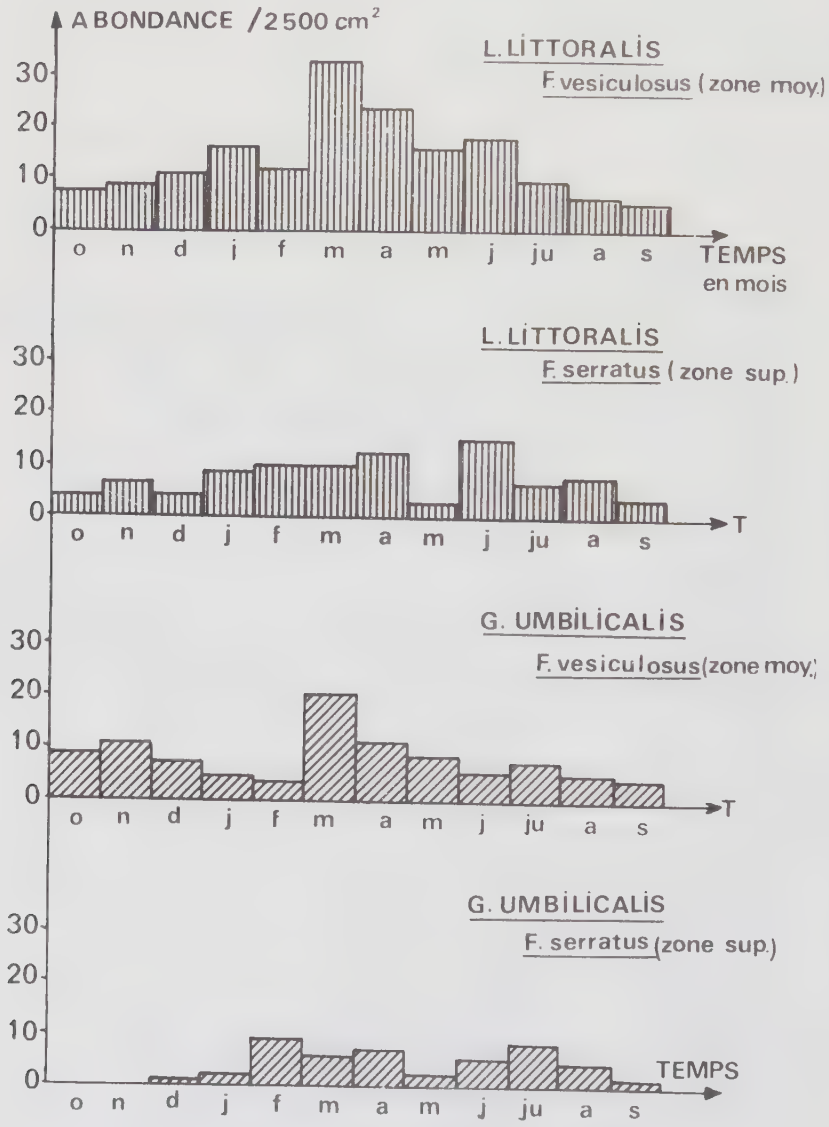


Fig. 22 - Variations saisonnières de *Littorina littoralis* et *Gibbula umbilicalis* aux niveaux à *Fucus vesiculosus* et *Fucus serratus* (mode semi-battu). (octobre 1965 à septembre 1966)

CONCLUSION.

Notre étude, à la fois qualitative et quantitative, permet de caractériser chaque niveau cotidal par un groupement malacologique dont les différentes espèces sont réparties, d'après une échelle de fidélité, en exclusives, électives, préférantes, accessoires et accidentelles.

Nous avons mis en évidence l'importance du niveau et du mode dans la répartition des diverses espèces et particulièrement celles des Littorines. Ainsi, un certain nombre de faits essentiels se dégagent :

-- Chaque espèce est inféodée à un niveau bien défini et possède également un mode préférentiel.

-- Le biotope préférentiel de certaines espèces dépend du mode considéré.

-- Les Mollusques présentent des variations saisonnières qui se traduisent par une abondance différente et des déplacements de populations vers le haut ou vers le bas.

-- Les "espèces lithales", beaucoup plus nombreuses que les "espèces algales" proprement dites, présentent la zonation la plus nette, ce qui laisse à penser que le milieu lithal est beaucoup plus sélectif que les milieux algaux.

-- Les différentes espèces de Littorines présentent une zonation écologique très nette qui varie avec le mode. On trouve ainsi de haut en bas du rocher : *Littorina neritoides, Littorina saxatilis, Littorina littorea, Littorina littoralis* . Cependant, plus le mode est abrité et plus la limite inférieure de répartition de *Littorina littorea* se rapproche de celle de *Littorina littoralis* .

Enfin, à la suite de cette étude, nous pouvons affirmer que l'écologie des différentes espèces de Mollusques et, en particulier, des Littorines est due à un ensemble de facteurs qu'il est impossible d'envisager séparément et dont les principaux sont : *le temps d'exondation, le revêtement algal, la température, la luminosité, l'humidité et le géotropisme.*

Chapitre III

CROISSANCE ET LONGÉVITÉ DES LITTORINES.

ETAT DE LA QUESTION.

L'étude d'une population d'Invertébrés et son évolution dans le temps impliquent nécessairement une étude de croissance, base de toute recherche en dynamique de populations. Une telle recherche s'avère également obligatoire toutes les fois que se posent des problèmes d'écophysiologie.

L'importance de l'étude de la croissance des organismes s'est matérialisée par la naissance d'une science entièrement consacrée à ce sujet : *la biométrie* à laquelle HUXLEY (1936), puis TEISSIER (1948) et plus récemment VON BERTALANFFY (1961) ont donné ses titres de noblesse . De nombreux ouvrages traitent actuellement de ses problèmes et des périodiques y sont consacrés . Nos connaissances en ce domaine chez la majorité des Invertébrés marins sont, en général, très rudimentaires et très éparses, tel est, en particulier, le cas pour la plupart des Mollusques Gastéropodes Prosobranches chez lesquels on ne connaît pratiquement rien de la croissance. Quant aux espèces qui ont fait l'objet de quelques études, le caractère fragmenté ou la variabilité importante des résultats trouvés les rendent difficilement transposables. De plus, il est évident que les valeurs de la croissance et de la longévité sont affectées par de nombreux facteurs (trophiques, climatiques, etc...) difficiles à dissocier les uns des autres.

PELSENEER (1935) a été un des premiers chercheurs à étudier la croissance chez les Mollusques, dans leur ensemble . Il a montré que chez ces animaux, la croissance s'effectue inégalement selon les organes ou parties de l'organisme, de sorte que les jeunes n'ont pas,en général,les mêmes proportions

que les adultes. Ainsi, il existe, chez les Mollusques, une certaine disharmonie de croissance.

Une croissance allométrique a été mise en évidence chez diverses espèces de Gastéropodes à coquille patelliforme (HAMAI, 1937). De plus, la coquille des Mollusques présente une croissance irrégulière qui se manifeste par l'alternance de périodes d'accroissement en surface et de périodes d'accroissement en épaisseur (DRACH, 1953 ; MAC KENZIE, 1961 ; GOSTAN, 1966) ; la combinaison des deux phénomènes aboutit à une croissance globale qui semble présenter une allure continue.

Parmi les travaux les plus importants relatifs à la croissance et à la longévité des Gastéropodes Prosobranches marins, citons ceux de LAMY (1933), PELSENEER (1935), HATTON (1936, 1938), FISCHER-PIETTE (1939, 1941, 1943, 1948), CHOQUET (1968), pour les différentes espèces de Patelles, ceux de KISCH (1951), GAILLARD (1965) pour les Gibbules et *Littorina saxatilis* (Olivi) et enfin ceux de GREEN, C.V. et GREEN S.K. (1932), MOORE (1937), SMITH et NEWELL (1955), WILLIAMS (1964), ORRHAGE (1969), COUSIN (1971) pour *Littorina littorea* (L.).

Une mise au point des connaissances actuelles acquises sur la croissance chez les Mollusques est donnée par WILBUR et OWEN (1964).

PRINCIPAUX FACTEURS AGISSANT SUR LA CROISSANCE.

La croissance est régulée par un grand nombre de facteurs abiotiques et biotiques, d'importances variables, les plus essentiels n'étant pas forcément ceux qui le paraissent *à priori*. Un essai d'analyse a été effectué par GAILLARD (1965) sur des facteurs qui interviennent sur la croissance de *Littorina saxatilis* (Olivi), *Monodonta lineata* (Da Costa), *Gibbula umbilicalis* (Da Costa), *Gibbula pennanti* (Philippi) et *Gibbula cineraria* (Linné).

1) Température et latitude.

Pour une espèce donnée, dans les eaux chaudes, la croissance est en général plus rapide que dans les eaux froides, mais cependant la taille limite est plus petite. Cet état de fait a été mis en évidence chez plusieurs Bivalves par THORSON (1936), chez *Mya arenaria* Linné par NEWCOMBE et KESSLEY (1936) et

chez *Mytilus edulis* Linné par DEHNEL (1956) ; ce phénomène de croissance semble être général dans le règne animal.

Selon la latitude, la croissance peut être discontinue ou non ; ceci étant alors en étroite relation avec le thermopériodisme saisonnier caractéristique des climats tempérés opposé à la stabilité thermique des eaux des régions tropicales. Ainsi, chez une Crépidule des côtes américaines de Californie, la croissance s'effectue tout au long de l'année sans interruption, tandis que chez les espèces du même genre, mais plus septentrionales, il existe un arrêt hivernal plus ou moins important selon la station considérée (COE, 1942).

2) Niveau cotidal.

Le niveau cotidal a une grande importance sur la vitesse de croissance. Il a une action directe sur les organismes, car en dépendent la durée de prise de nourriture, la respiration et la plupart des grandes fonctions physiologiques. Il intervient aussi de façon indirecte par les variations qui en résultent concernant le temps d'exondation, la température, l'humidité, la salinité et la teneur en oxygène, et qui ont leurs répercussions sur les êtres vivants.

Les effets de l'exondation peuvent être accentués par l'ensoleillement ou, au contraire, atténués par les embruns et le taux plus ou moins important de l'humidité atmosphérique.

Nous verrons comment le niveau cotidal intervient en ce qui concerne les Littorines. La taille de certaines de ces espèces, vivant dans des cuvettes de la zone intertidale, va en augmentant avec le niveau cotidal et varie dans le même sens que la température, la salinité et la teneur en oxygène (HUMPHREY et MACY, 1930 ; GAILLARD, 1965).

3) Agitation de l'eau et mode.

De nombreux auteurs ont montré que les mouvements de l'eau favorisent la croissance (MOORE, 1935 ; HATTON, 1938 ; SWAN, 1952 ; CRISP, 1960) . Ainsi, chez *Littorina planaxi* et *Littorina scutulata*, les individus de grande taille présentent une moindre résistance à l'arrachement et préfèrent les stations calmes (NORTH, 1954) . Ce phénomène est également observable chez *Littorina littorea* (DAGUZAN, 1967).

4) Nature du substratum.

Les recherches montrant l'importance de ce facteur sont rares. Ainsi il semble exister, chez *Littorina neritoides* (Linné), une relation entre la taille, la densité et la nature chimique du substratum (NATALE et SACCHI, 1962).

5) Facteurs trophiques.

La haute production saisonnière en plancton des eaux froides peut expliquer les variations de croissance en fonction de la latitude (MOORE, 1934 ; DEHNEL, 1964). Les différences de croissance et de longévité semblent être dues à des facteurs trophiques (HATTON, 1938 ; FISCHER-PIETTE, 1939, 1941, 1943, 1948)

6) Longévité.

Il a été montré par de nombreux auteurs que plus la vie d'un organisme est brève et plus la croissance est rapide. Il faut ajouter que le taux d'accroissement élevé n'est pas l'indice uniquement d'un développement végétatif, mais il s'accompagne d'une évolution génitale corrélative (FISCHER-PIETTE, 1943; GAILLARD, 1965).

7) Influence du cycle reproducteur.

De nombreux travaux ont pu montrer que le cycle sexuel a une grande influence sur la croissance des Mollusques. Chez *Littorina littorea* (L.) et *Thais lapillus* (L.), un arrêt de croissance est observé lors de la maturité sexuelle (MOORE, 1937, 1938). De même, chez le genre *Crepidula*, la croissance est plus rapide pendant les périodes de repos sexuel que durant les périodes sexuelles très actives. Enfin, récemment, certains auteurs ont pu enregistrer, chez *Littorina littorea* et *Littorina saxatilis*, un ralentissement, voire un arrêt de la croissance lors de la période pendant laquelle les animaux atteignent leur maturité sexuelle (BERRY, 1961 ; WILLIAMS, 1964).

METHODES D'ETUDE DE LA CROISSANCE.

Plusieurs méthodes peuvent être utilisées pour étudier la croissance des Mollusques (HASKIN, 1954):

a) Etude des fréquences de taille.
b) Observation des stries d'accroissement, en particulier de la coquille.
c) Marquage permettant la mensuration régulière d'individus suivis au cours d'une ou plusieurs années.

La méthode des stries d'accroissement a surtout été utilisée chez les Mollusques Bivalves. Elle permet de faire une étude précise de la croissance en mesurant l'écartement des diverses stries, mais aussi de déterminer l'âge des différents individus. Ainsi, la technique du microscope à balayage permet de reconnaître sur la coquille de *Mytilus edulis* L. des stries de marées , des stries de vives eaux et des stries annuelles (LE GALL, 1970).

En dehors de la coquille, il est possible d'utiliser d'autres organes (opercule, statolithes) pour étudier la croissance. Ainsi, chez les Gastéropodes terrestres et dulçaquicoles, les statolithes ou otolithes présentent des stries d'accroissement qui permettent d'évaluer, chez les adultes, le nombre maximum de périodes hivernales correspondant à des ralentissements de croissance, donc de connaître l'âge des individus (PELSENEER, 1932).

Toutefois, une difficulté importante peut se présenter lorsque l'on veut étudier la croissance globale d'un individu d'une espèce donnée, à savoir celle liée aux variations du taux d'accroissement en fonction de l'âge. En effet, les taux de croissance obtenus par l'étude de dimensions moyennes des individus d'une même espèce ne permettent souvent que de suivre les sujets durant leur première année d'existence. Par la suite, quant la vitesse de croissance se ralentit, les animaux des diverses générations successives peuvent ne former qu'une seule catégorie de taille, ce qui, dans ce cas, peut à la limite rendre pratiquement impossible l'évaluation de la longévité et du taux de croissance respectif de chaque classe d'âge.

°
° °

L'étude biométrique de la croissance est donc indispensable pour effectuer toute recherche écologique ou écophysiologique. Dans cette optique,il nous a paru nécessaire d'entreprendre, chez les quatre espèces de Littorines

étudiées, les recherches suivantes :

-- *Détermination préliminaire, si possible, des indices morphométriques facilement mesurables.*

-- *Etude de la croissance relative d'un organe ou partie d'organe en fonction d'un autre organe ou autre partie d'organe, puis comparer cette croissance selon les divers états de maturité sexuelle des individus.*

-- *Définition de l'importance du niveau cotidal et du mode sur la croissance.*

-- *Détermination de la croissance linéaire absolue en fonction du temps et de la longévité des différentes espèces.*

A - TECHNIQUES UTILISEES.

1) Prélèvements et tri.

Pour notre travail, tous les mois, régulièrement, durant au moins un cycle de deux années consécutives, des prélèvements sont effectués au niveau des biotopes préférentiels (définis dans le chapitre précédent) de chaque espèce de Littorines étudiée (Tabl. 19) sur la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan).

Espèces étudiées	Positions des prélèvements	Modes
Littorina neritoides	Zone inférieure des Lichens	semi-battu
Littorina saxatilis (1)	Niveau à *Pelvetia canaliculata*	semi-battu
Littorina littoralis	Niveau à *Fucus vesiculosus* et *Ascophyllum nodosum*	semi-battu
Littorina littorea	Niveau à *Fucus spiralis* Niveau à *Fucus vesiculosus* (sous les galets et blocs) Niveau à *Fucus spiralis* Niveau Moulière - *Fucus vesiculosus*	semi-battu semi-battu battu battu

(1) Pour cette étude, on ne tiendra pas compte des diverses sous-espèces de L. saxatilis (Olivi).

Tabl. 19 : Positions des prélèvements effectués pour l'étude biométrique de la croissance.

Chaque prélèvement est effectué sur une surface de 2.500 cm2, délimitée par un périmètre de 50 cm sur 50 cm, et tout ce qui se trouve à l'intérieur, algues et animaux, est ramassé soigneusement. Au laboratoire, le matériel récolté est trié à la main et à la pince souple. Seuls, les individus appartenant aux quatre espèces de Littorines étudiées, sont conservés (1).

2) Appareils utilisés et mesures effectuées.

Pour chaque individu, la hauteur de la coquille (h) et le diamètre de l'ouverture du péristome (d) sont mesurés, selon les critères de mensurations établis par COLMAN (1932) et utilisés par SMITH et NEWELL (1955) (2), (Fig. 23) . Chaque mesure est effectuée, soit à l'aide d'un pied à coulisse au 1/20 è de millimètre, soit grâce à un appareil mis au point par la M.P.J. GAUGE et TOOL Cie, Birmingham (G.B.) et présenté pour la première fois par BLACKITH et VERDIER (1960). Cet appareil est pourvu de deux pointes dont l'écartement se lit sur un cadran gradué au 1/20è de millimètre (Fig. 24).

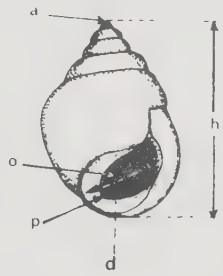


Fig. 23 - Caractéristiques d'une coquille de Littorine.

a : apex ; d : diamètre de l'ouverture du péristome ; h : hauteur de la coquille ; o : opercule; p : péristome.

Fig. 24 - Appareil de mesure de M.P.J. GAUGE et TOOL Cie.

(1) Nous avons estimé que le grattage effectué n'entraîne pas de modifications importantes dans la structure des populations étudiées.

(2) La hauteur de la coquille est mesurée selon l'axe de la columelle, depuis l'apex jusqu'au bord le plus inférieur de la lèvre interne bordant l'ouverture du péristome.

3) Critères d'appréciation de l'état de maturité sexuelle.

Les Littorines, Mollusques Gastéropodes Prosobranches gonochoriques, présentent un dimorphisme sexuel (existence d'un pénis chez le mâle), mais les critères de distinction des sexes ne peuvent être appréciés à la naissance. Pour quantifier l'état de maturité sexuelle des différents individus, nous adopterons des critères très proches de ceux utilisés par WILLIAMS (1964) pour *Littorina littorea* et de BERGERARD (1971) pour *Littorina saxatilis*. Cette évaluation est surtout basée sur l'état de la gonade, des glandes annexes et des organes sexuels extérieurs (Tabl. 20). (1).

Stades	Code utilisé	Etat de l'appareil génital
Jeunes	J	Pas de gonade différenciée. Pas de pénis chez le mâle.
Adultes, mâles immatures	♂ PP	Testicule diffus, très réduit. Pénis de petite taille, en forme de lame triangulaire. Vésicule séminale réduite.
Adultes, mâles matures	♂ GP	Testicule massif, bien développé. Pénis gros avec glandes péniales bien développées. Vésicule séminale blanche, gonflée de sperme. Prostate développée.
Adultes, mâles intermédiaires	♂ MP	Etat intermédiaire entre ♂ PP et ♂ GP. Pénis moyen avec glandes péniales peu développées.
Adultes, femelles immatures	♀ I	Ovaire peu développé. Glandes annexes réduites.
Adultes, femelles matures	♀	Ovaire bien développé. Glandes annexes hypertrophiées. Poche incubatrice, quand elle existe, ne contient pas d'embryons.
Adultes, femelles matures gestantes (∘)	♀ ε	Ovaire bien développé. Glandes annexes importantes. Poche incubatrice, contient des embryons.

(∘) *Les femelles gestantes ne s'observent que chez Littorina saxatilis, espèce vivipare.*

Tabl. 20 : Evaluation de l'état de maturité sexuelle chez les Littorines.

(1) L'animal étant débarassé de sa coquille, au stéréomicroscope on note la nature du sexe, quand c'est possible, et l'état de maturité sexuelle.

B - CROISSANCE RELATIVE DE LA HAUTEUR DE LA COQUILLE EN FONCTION DU DIAMETRE DE L'OUVERTURE DU PERISTOME.

1) Méthode d'étude .

Nous utilisons la *loi d'allométrie simple d'HUXLEY et de TEISSIER (1936)* dont la formule est du type :

$$y = b \cdot x^{\alpha}$$

y représente la dimension de l'organe étudié (hauteur de la coquille : h) et x celle de l'organe de référence (diamètre de l'ouverture du péristome : d) ; b et α sont deux constantes.

Cette loi peut donc s'écrire dans notre cas :

$$\boxed{h = b \cdot d^{\alpha}}$$

Afin d'obtenir une droite et non une courbe, nous transformons cette loi arithmétique en loi logarithmique, d'où :

$$\log h = \alpha \log d + \log b$$

Posons : $H = \log h$; $D = \log d$; $B = \log b$.

d'où

$$\boxed{H = \alpha \cdot D + B}$$

Nous garderons cette formulation pour toute notre étude, c'est-à-dire h et d pour les coordonnées arithmétiques et H et D pour les coordonnées logarithmiques.

La droite ainsi définie a une pente α qui représente *le taux de croissance relative* de la hauteur de la coquille par rapport au diamètre de l'ouverture du péristome. Cette constante α a une grande importance biologique, c'est *la constante actuelle d'équilibre* ou *taux de croissance différentiel* (TEISSIER, 1937, 1948). Selon les valeurs de α , on peut définir différents types de croissances :

$\alpha = 1$: il y a *isométrie*, la hauteur s'accroît aussi vite que le diamètre.

$\alpha \neq 1$: il y a *allométrie*, la hauteur ne s'accroît pas aussi rapidement que le diamètre.

$\alpha < 1$: il y a *allométrie négative ou minorante*, la hauteur s'accroît moins vite que le diamètre.

$\alpha > 1$: il y a *allométrie positive ou majorante*, la hauteur s'accroît plus vite que le diamètre.

Comme chez les Littorines, il ne peut y avoir régression de la hauteur de la coquille par rapport au diamètre de l'ouverture du péristome, il ne peut y avoir *énantiométrie* ($\alpha < o$) .

PARKET et LARKIN (1959) attribuent à b une signification écologique et à α une caractéristique des processus physiologiques. MAYRAT (1964) insiste sur le fait que les variations de b sont observables non seulement entre espèces différentes, mais également au sein d'une même espèce, selon les localités et les dates de récoltes des animaux.

Selon TEISSIER (1948) la pente de la droite d'allométrie peut se calculer par le rapport de l'écart-type des Y ($\sqrt{Y}$) à l'écart-type des X ($\sqrt{X}$), en faisant jouer aux deux variables des rôles symétriques . La droite ainsi définie est appelée *axe principal réduit* par IMBRIE (1956) ou *droite de TEISSIER* (1935, 1948) ou *axe majeur réduit* par BOCQUET (1953) et MAYRAT (1964). La pente de cette droite ne tient pas compte de la dispersion, mais cherche à définir la relation d'allométrie entre deux organes, si la corrélation est parfaite.

MAYRAT (1966) estime que dans les études d'allométrie, on doit utiliser les axes majeurs réduits plutôt que les droites de régression quand on veut comparer les pentes, car ils traduisent une loi fonctionnelle.

La pente de l'axe majeur réduit est donc :

$$\text{comme : } \alpha = \frac{\sqrt{y}}{\sqrt{x}} = \frac{\sqrt{\dfrac{\Sigma\,(Y - \overline{Y})^2}{N - 1}}}{\sqrt{\dfrac{\Sigma\,(X - \overline{X})^2}{N - 1}}} = \sqrt{\frac{\Sigma\,(Y - \overline{Y})^2}{\Sigma\,(X - \overline{X})^2}}$$

$$\boxed{\alpha = \sqrt{\frac{\Sigma\,(H - \overline{H})^2}{\Sigma\,(D - \overline{D})^2}}}$$

($\overline{H}$ = moyenne des H ; $\overline{D}$ = moyenne des D ; N = effectif).

Comme la droite de TEISSIER ou axe majeur réduit passe par le point moyen $(\overline{D}, \overline{H})$ et que $\overline{H} = \alpha \,.\, \overline{D} + B$, connaissant α , on a :

$$\boxed{B = \overline{H} - \alpha \,.\, \overline{D}}$$

Le coefficient de corrélation est :

$$\text{comme} \quad r = \frac{\Sigma (X - \overline{X})(Y - \overline{Y})}{\sqrt{\Sigma (X - X)^2 \; \Sigma (Y - \overline{Y})^2}} \qquad \boxed{r = \frac{\Sigma (D - \overline{D})(H - \overline{H})}{\sqrt{\Sigma (D - \overline{D})^2 \Sigma (H - \overline{H})^2}}}$$

L'erreur commise sur α est :

$$\boxed{\sqrt{\alpha} = \alpha \sqrt{\frac{1 - r^2}{N - 2}}}$$

L'erreur faite sur B est donnée par :

$$\boxed{\sqrt{B} = \sqrt{\alpha} \; . \; \overline{D}}$$

Ainsi, les coordonnées des axes majeurs réduits sont alors :

$$\overline{D} \pm \sqrt{D} \qquad \text{ou} \qquad \boxed{\overline{D} \pm \sqrt{\frac{\Sigma (D - \overline{D})2}{N - 1}}}$$

$$\overline{H} \pm \sqrt{H} \qquad \qquad \boxed{\overline{H} \pm \sqrt{\frac{\Sigma (H - \overline{H})^2}{N - 1}}}$$

Pour chaque espèce et pour chaque stade de maturité sexuelle, nous avons calculé les paramètres que nous venons de définir (1) et tracé les graphiques correspondants.

Enfin, il est nécessaire de comparer les pentes des droites d'allométrie ou axes majeurs réduits. Pour cela, nous avons calculé, dans tous les cas examinés, l'écart type de la différence entre deux pentes ($\sqrt{\text{dif } \alpha}$).

$$\boxed{\sqrt{\text{dif } \alpha} = \sqrt{\sqrt{\alpha\, 1}^{\,2} + \sqrt{\alpha\, 2}^{\,2}}}$$

La différence entre deux pentes est :

$$\boxed{\text{dif } \alpha = | \alpha^2 - \alpha^1 |}$$

D'où : $\text{dif } \alpha > 3 \sqrt{\text{dif } \alpha}$: différence entre les 2 pentes très significative (seuil à 99 %)

$2 \sqrt{\text{dif } \alpha} < \text{dif } \alpha < 3 \sqrt{\text{dif } \alpha}$: différence significative (seuil à 95 %)

$\text{dif } \alpha < 2 \sqrt{\text{dif } \alpha}$: différence non significative.

---

(1) Nous tenons à remercier très vivement Madame LE MEN, programmeur scientifique du Centre de Calcul interuniversitaire de Bretagne qui a bien voulu se charger d'établir le programme et de traiter les données sur l'ordinateur C.I.J. 10070 (système IRIS 7).

2) Résultats chez *Littorina neritoides* (L.)

Littorina neritoides présente une allométrie minorante de la croissance de la hauteur de la coquille par rapport à celle du diamètre de l'ouverture du péristome (Tabl. 21, fig. 25). Cependant, si on considère séparément les jeunes et les adultes, on remarque que cette allométrie, très prononcée chez les premiers a tendance à se transformer en une isométrie chez les animaux plus âgés (Tabl. 21, fig. 26 A et 26 B).

Sur le graphique de la croissance relative des jeunes, le nombre de points, moins important, résulte à la fois de l'effectif réduit et de l'homogénéité des individus capturés . Les valeurs obtenues pour les écarts-types sont beaucoup plus élevées chez les adultes ($\sigma D = 0,087$; $\sigma H = 0,087$) que chez les jeunes ($\sigma D = 0,029$; $\sigma H = 0,017$).

Population globale (jeunes + adultes)	Jeunes	Adultes
$\alpha = 0,915 \pm 0,007$	$\alpha = 0,587 \pm 0,123$	$\alpha = 0,988 \pm 0,007$
$B = 0,214 \pm 0,002$	$B = 0,246 \pm 0,026$	$B = 0,188 \pm 0,027$
$r = 0,944$	$r = 0,958$	$r = 0,937$
$D = 0,331 \pm 0,005$	$D = -0,209 \pm 0,029$	$D = 0,337 \pm 0,087$
$H = 0,516 \pm 0,096$	$H = 0,123 \pm 0,017$	$H = 0,521 \pm 0,087$
$N = 1926$	$N = 52$	$N = 1874$

Tabl. 21 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina neritoides* (L.) (coordonnées logarithmiques).

Ce résultat nous paraît important compte tenu du mode de vie de cette Littorine qui ne bénéficie pas du pouvoir tampon du milieu aquatique à cause de son émersion presque permanente et dont chaque individu se trouve pendant toute sa vie soumis à des conditions très particulières. Cela explique les fortes valeurs de l'écart-type chez les adultes.

Si on analyse les taux de croissance relative chez les mâles et chez les femelles (immatures ou matures), on constate qu'ils sont sensiblement

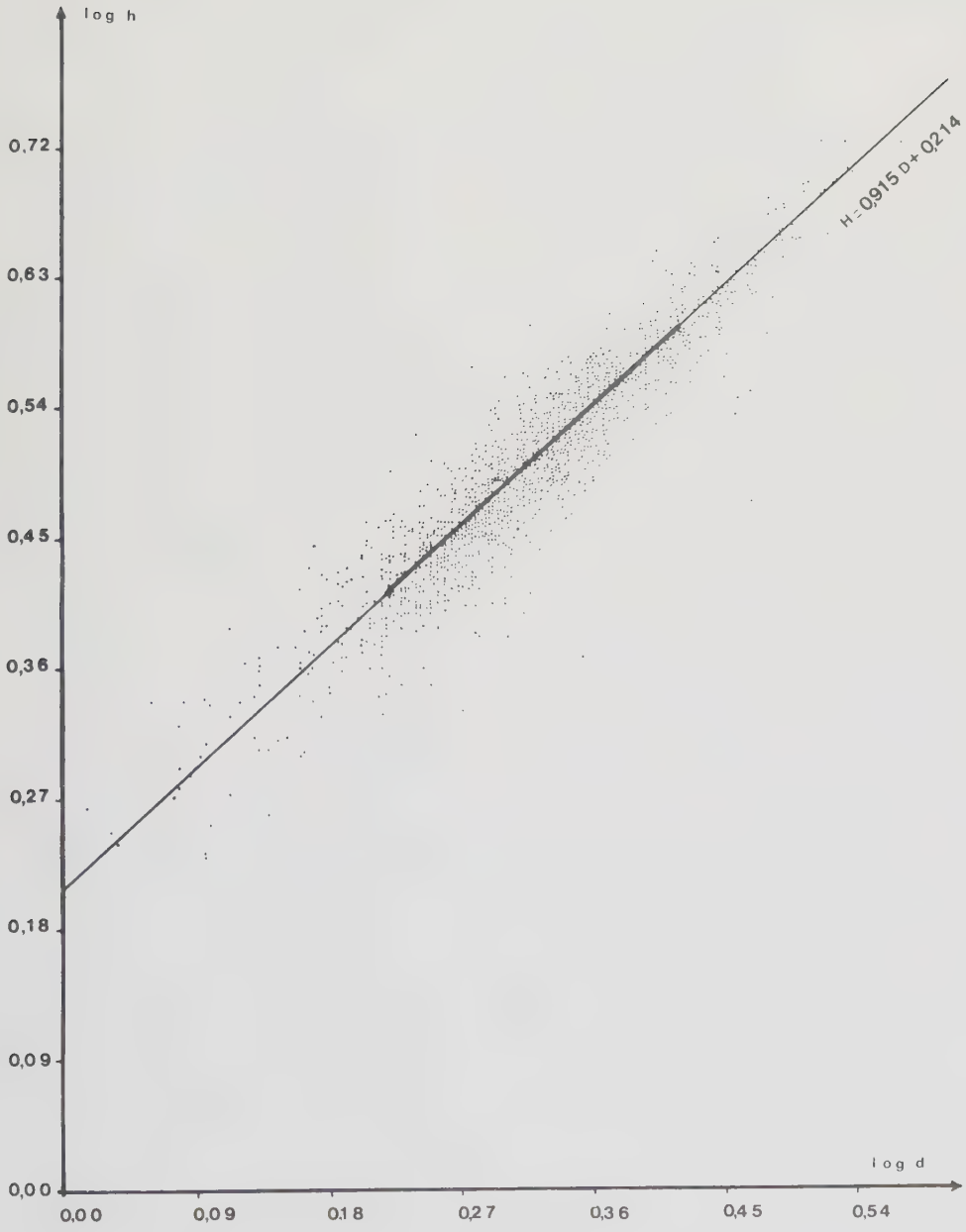


Fig. 25 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina neritoides* (L.) (coordonnées logarithmiques).

identiques (Tabl. 22). Il existe pratiquement une isométrie de croissance (Fig. 26 C et 26 D).

Mâles		Femelles	
α = 0,983 ± 0,016		α = 0,997 ± 0,094	
B = 0,192 ± 0,005		B = 0,184 ± 0,003	
r = 0,911		r = 0,942	
D = 0,308 ± 0,074		D = 0,351 ± 0,049	
H = 0,495 ± 0,073		H = 0,533 ± 0,090	
N = 606		N = 1268	

Tabl. 22 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) selon le sexe chez *Littorina neritoides* (L.)(coordonnées logarithmiques).

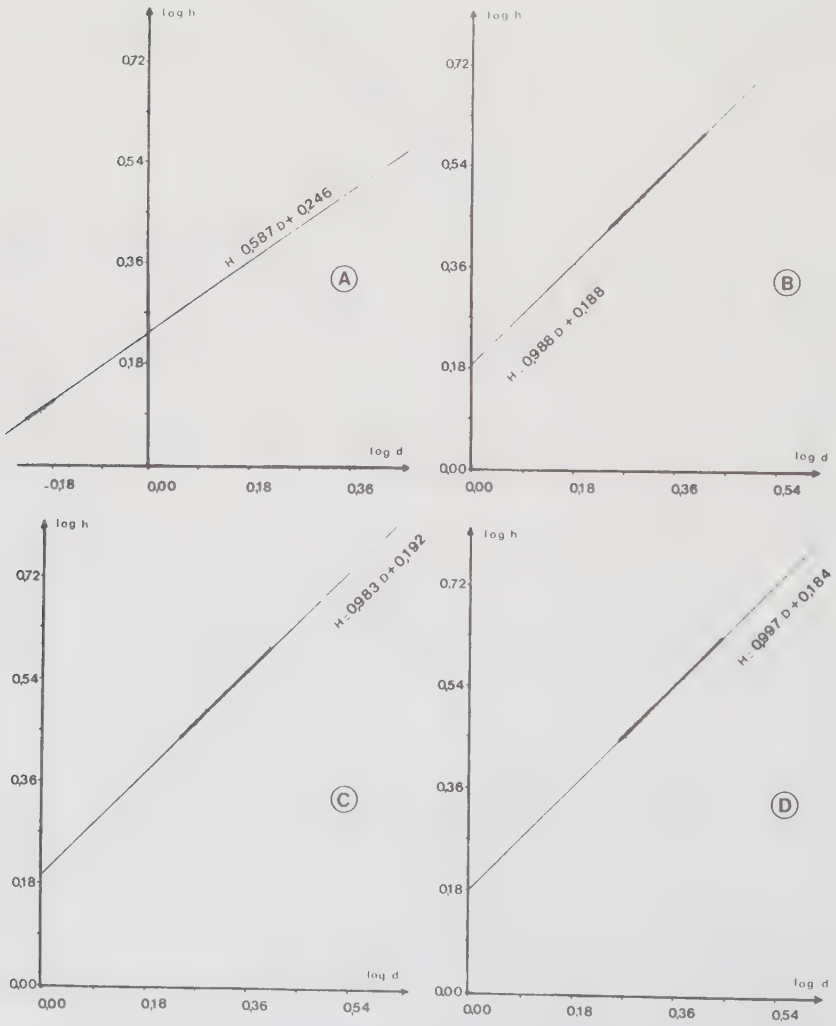


Fig. 26 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon l'état de maturité sexuelle et le sexe, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina neritoides* (L.) (coordonnées logarithmiques).

A : jeunes (J) ; B : adultes ; C : adultes mâles ; D : adultes femelles.

La différence des pentes des divers axes majeurs réduits est très significative entre les jeunes et les adultes, alors qu'elle ne l'est pas entre mâles et femelles (Tabl. 23).

Comparaison des pentes des droites d'allométrie entre :	Différence entre les pentes dif α	Ecart-type de la différence entre les pentes $\sqrt{\text{dif } \alpha}$	Différence des pentes.
Jeunes et Adultes	0,404	0,130	Très significative
Mâles et Femelles	0,013	0,019	Non significative

Tabl. 23 : Comparaison des droites d'allométrie chez *Littorina neritoides* (L.) (mode semi-battu - niveau inférieur des Lichens)

Si l'on trace sur un même graphique les axes majeurs réduits de la croissance relative des jeunes et des adultes (Fig. 27), on note l'existence d'un point de changement de pente (d = 1,43 mm ; h = 2,19 mm) . La croissance

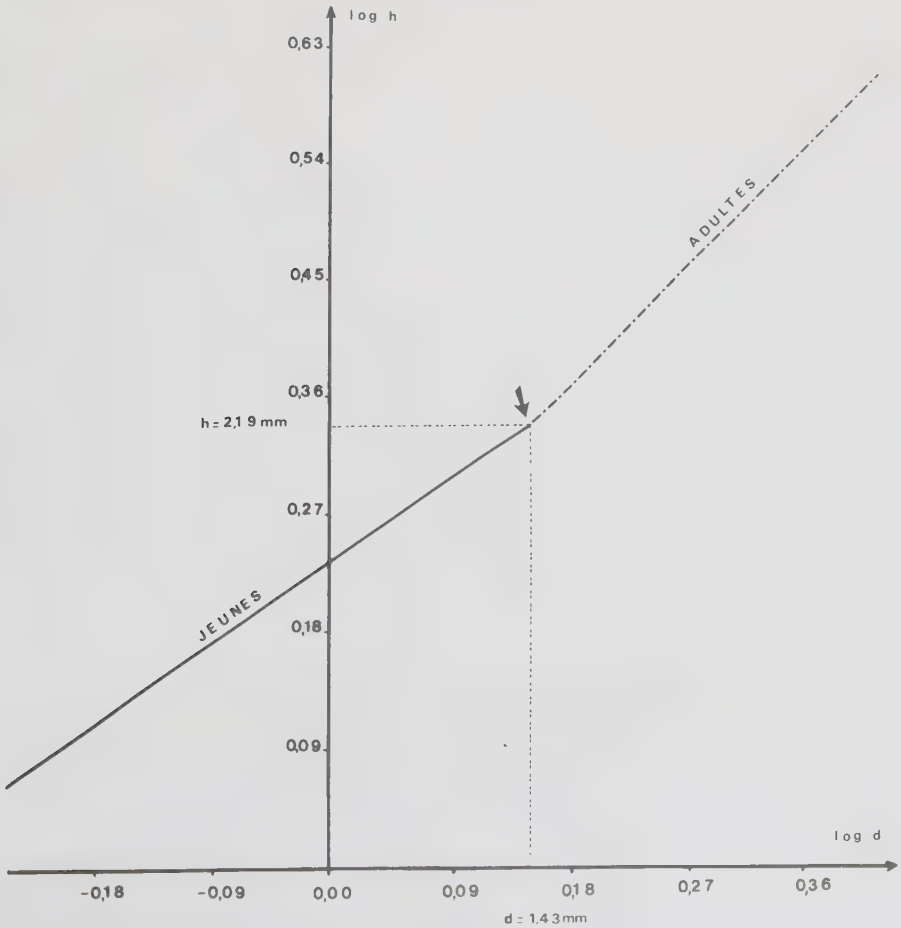


Fig. 27 - Graphique récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D), selon l'état de maturité sexuelle, chez *Littorina neritoides* (L.) (coordonnées logarithmiques).

est donc différente selon qu'on s'adresse aux jeunes ou aux adultes (1). Ce phénomène s'avère très intéressant, car au cours de nos nombreuses observations effectuées au stéréomicroscope, pour déterminer l'état de la maturité sexuelle, nous avions déjà remarqué que, pour une hauteur de coquille $h < 2,20$ mm, les individus présentaient une gonade non différenciée et qu'il n'existait pas de pénis chez les sujets mâles. Ces observations effectuées antérieurement sont donc confirmées par l'étude biométrique.

Les mesures enregistrées au cours de nos relevés mensuels et durant une année, permettent d'établir un tableau récapitulatif donnant les mesures de de la hauteur de la coquille (h) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (d), à différents stades de maturité sexuelle et selon le sexe (Tabl.24)

Etat de maturité sexuelle	Equation de la droite d'allom. de TEISSIER, en coordon. log. ($H = \alpha . D + B$)	Equation de la relation entre H et d en coordon. arith. ($h = b . d^{\alpha}$)	Intervalle de définition h en mm.
Jeunes + Adultes	$H = 0,915\ D + 0,214$	$h = 1,636 . d^{0,915}$	[0 6,58]
Jeunes	$H = 0,587\ D + 0,246$	$h = 1,762 . d^{0,587}$	[0 2,19]
Adultes	$H = 0,988\ D + 0,188$	$h = 1,541 . d^{0,988}$	[2,20 6,58]
Adultes mâles	$H = 0,983\ D + 0,192$	$h = 1,556 . d^{0,983}$	[2,20 5,45]
Adultes femelles	$H = 0,997\ D + 0,184$	$h = 1,526 . d^{0,997}$	[2,20 6,58]

Tabl. 24 : Tableau récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome, chez *Littorina neritoides* (L.) (mode semi-battu - niveau inférieur des Lichens).

(1) Nous n'avons pas exposé ici volontairement les résultats concernant les divers états de maturité sexuelle des mâles (♂ PP, ♂ GP, ♂ MP) et des femelles (♀, ♀ I) car ils ne présentent aucune différence significative.

La vitesse de croissance relative étant sensiblement la même dans les deux sexes, il est possible d'affirmer que les femelles vivent plus longtemps que les mâles puisqu'elles atteignent des hauteurs de coquille plus importantes (Tabl. 24) . Cette constatation est en contradiction avec PELSENEER (1926) qui, pour expliquer la prédominance des femelles parmi les individus âgés, affirmait que les femelles croissent plus vite que les mâles. Ainsi, la fréquence plus élevée des femelles parmi les individus de grande taille provient ainsi, non pas d'un léger dimorphisme de taille, mais d'une différence de longévité, ce qui est fréquent dans le régne animal.

3) Résultats chez *Littorina saxatilis* (Olivi)

Littorina saxatilis montre une isométrie de la croissance de la hauteur de la coquille par rapport à celle du diamètre de l'ouverture du péristome (Tabl. 25 ; fig. 28).

Population globale (jeunes + adultes)	Jeunes	Adultes
α = 1,003 ± 0,006	α = 0,898 ± 0,237	α = 1,008 ± 0,007
B = 0,150 ± 0,005	B = 0,207 ± 0,085	B = 0,146 ± 0,005
r = 0,984	r = 0,807	r = 0,983
D = 0,821 ± 0,131	D = 0,356 ± 0,177	D = 0,824 ± 0,123
H = 0,974 ± 0,132	H = 0,527 ± 0,069	H = 0,977 ± 0,125
N = 857	N = 70	N = 787

Tabl. 25 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) , chez *Littorina saxatilis*(Olivi)(coordonnées logarithmiques).

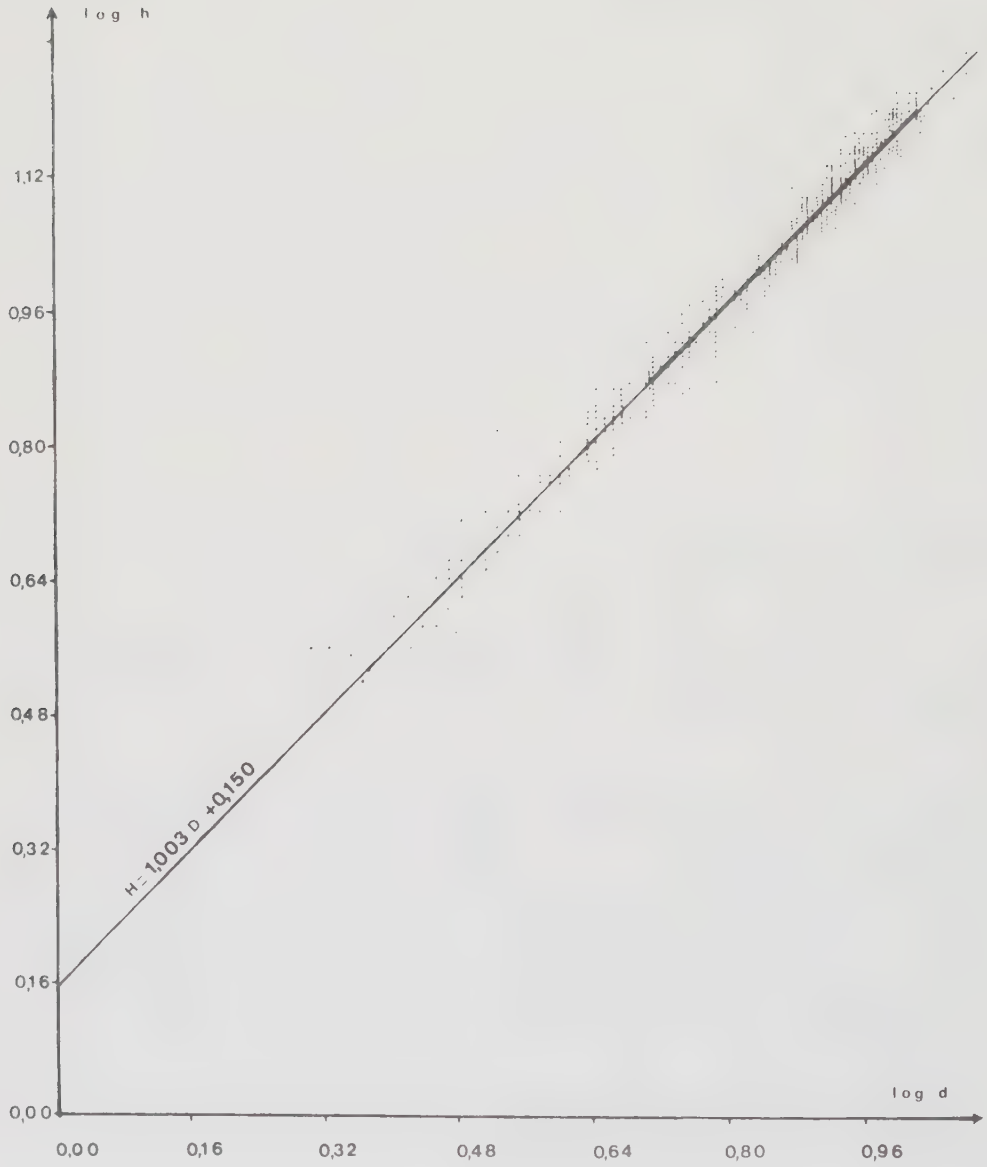


Fig. 28 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (coordonnées logarithmiques).

Cette isométrie de croissance se retrouve aussi bien chez les jeunes que chez les adultes (Fig. 29).

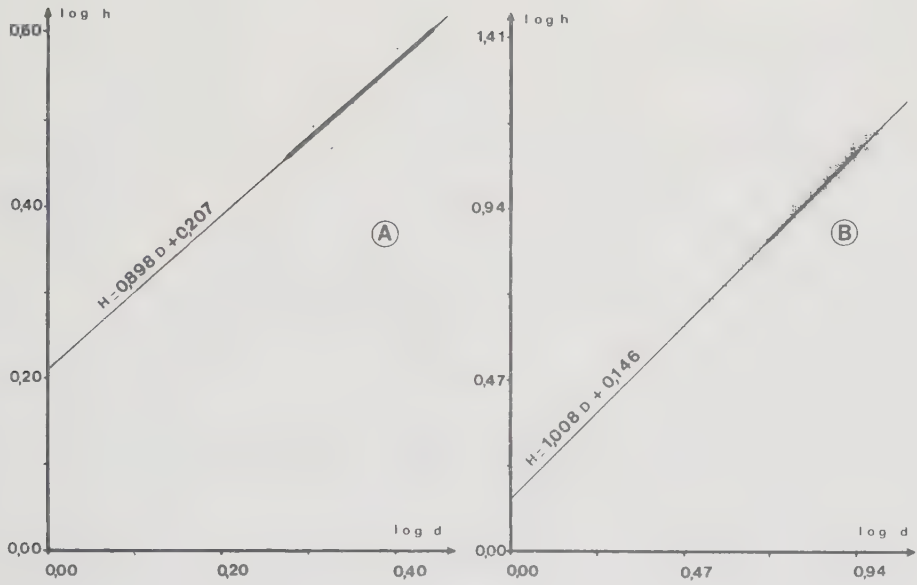
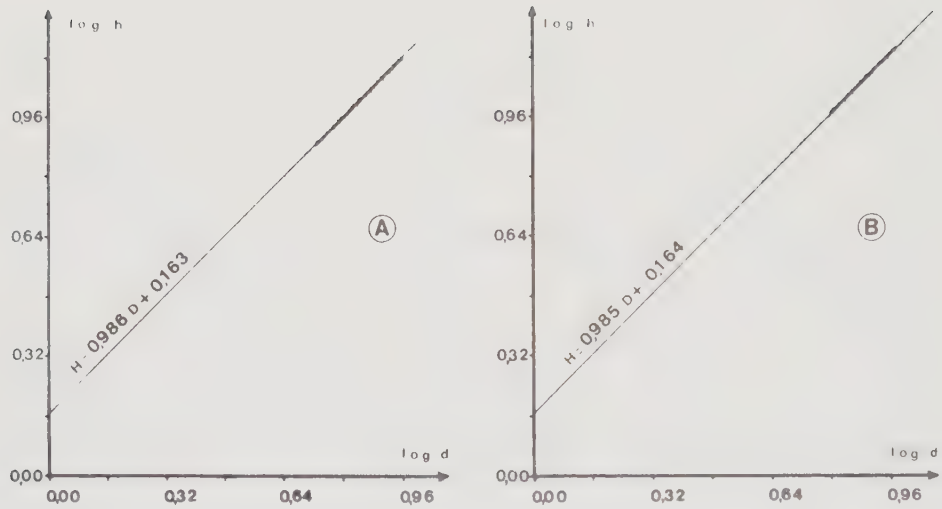


Fig. 29 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon l'état de maturité sexuelle, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (coordonnées logarithmiques).
A : jeunes ; B : adultes.

Quel que soit l'état de maturité des adultes mâles, ils présentent tous une isométrie, peut être moins marquée chez les individus immatures (♂ PP) (Tabl. 26 ; fig. 30) où il semble exister une légère allométrie minorante.

Adultes mâles	Mâles GP	Mâles PP
α = 0,986 ± 0,010	α = 0,985 ± 0,016	α = 0,971 ± 0,019
B = 0,163 ± 0,008	B = 0,164 + 0,014	B = 0,173 + 0,014
r = 0,980	r = 0,965	r = 0,976
D = 0,830 ± 0,118	D = 0,877 ± 0,090	D = 0,726 ± 0,105
H = 0,981 ± 0,116	H = 1,028 ± 0,088	H = 0,878 ± 0,102
N = 387	N = 266	N = 121

Tabl. 26 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon l'état de maturité sexuelle des mâles, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (coordonnées logarithmiques).



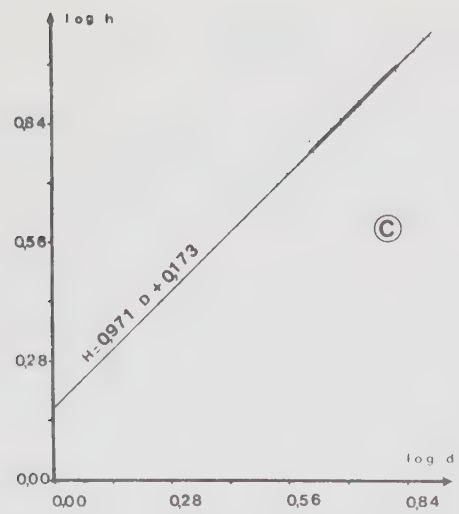


Fig. 30 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon l'état de maturité sexuelle du mâle, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (coordonnées logarithmiques).
A : adultes mâles,
B : mâles GP,
C : mâles PP.

Par contre, chez les femelles, l'état de maturité sexuelle a une importance plus grande sur la croissance. Les non gestantes montrent une très légère allométrie minorante, alors que les gestantes ont une faible allométrie majorante (Tabl. 27 ; fig. 31).

Adultes femelles	Femelles non gestantes	Femelles gestantes
α = 1,027 ± 0,009	α = 0,982 ± 0,012	α = 1,056 ± 0,022
B = 0,132 ± 0,007	B = 0,162 ± 0,009	B = 0,110 ± 0,020
r = 0,985	r = 0,984	r = 0,957
D = 0,820 ± 0,130	D = 0,749 ± 0,130	D = 0,901 ± 0,069
H = 0,974 ± 0,133	H = 0,897 ± 0,128	H = 1,061 ± 0,072
N = 400	N = 212	N = 188

Tabl. 27 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon l'état de maturité sexuelle des femelles, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (coordonnées logarithmiques)

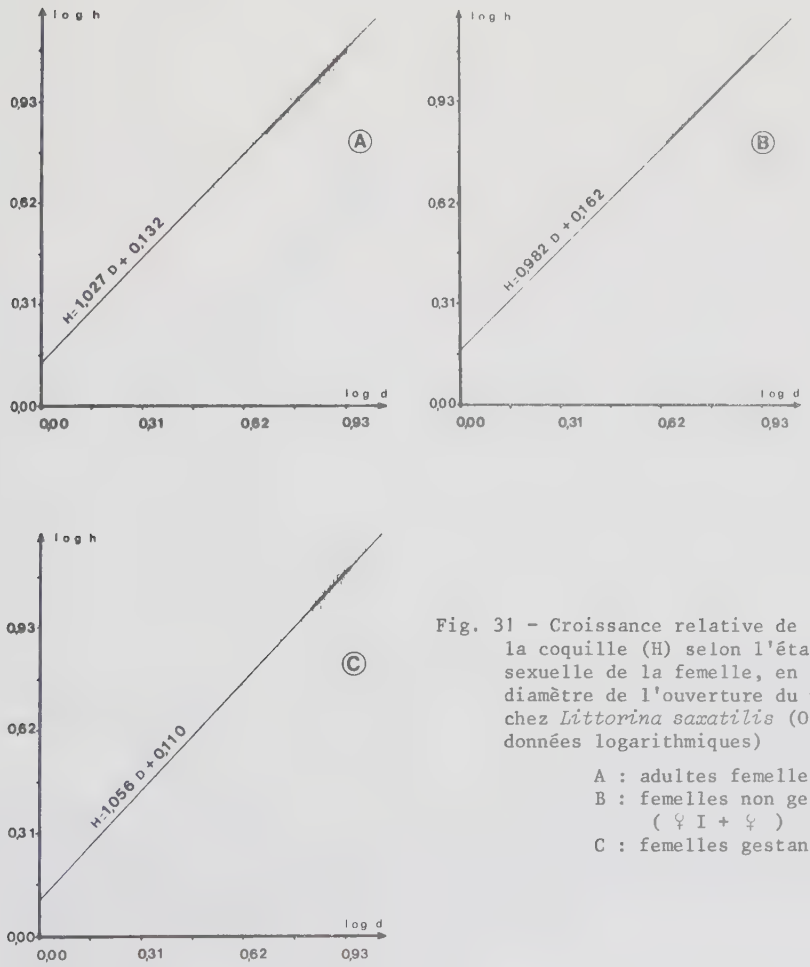


Fig. 31 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon l'état de maturité sexuelle de la femelle, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (coordonnées logarithmiques)

A : adultes femelles,
B : femelles non gestantes, (♀ I + ♀)
C : femelles gestantes (♀ε)

Si on compare les pentes des droites d'allométrie obtenues (Tabl. 28), on constate que la différence de croissance relative, n'est pas significative entre jeunes et adultes ; elle est très significative entre mâles et femelles. De plus, il est possible de mettre en évidence une différence significative entre les femelles gestantes et celles qui ne le sont pas.

Comparaison des pentes des droites d'allométrie entre :	Différence entre les pentes : dif α	Ecart-type de la différence entre les pentes $\sqrt{\text{dif } \alpha}$	Différence des pentes.
Jeunes et Adultes	0,111	0,237	Non significative
Mâles et femelles	0,041	0,013	Très significative
Mâles GP et mâles PP	0,014	0,025	Non significative
Femelles non gestantes et femelles gestantes	0,074	0,025	Significative

Tabl. 28 : Comparaison des droites d'allométrie chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (mode semi-battu - niveau à *Pelvetia canaliculata*)

Si l'on récapitule sur un même graphique (Fig. 32) les valeurs significatives obtenues pour la croissance relative des mâles et des femelles d'une part, et des femelles non gestantes et celles qui sont gestantes d'autre part, on note qu'il existe un point de changement de pente correspondant d'ailleurs à la taille que possèdent les femelles au moment où elles acquièrent leur maturité sexuelle (d = 3,1 mm ; h = 4,3 mm) . Chez les mâles, cette différence de croissance n'existe pas, mais d'après nos observations faites au cours des examens pour les critères de maturité sexuelle, les individus les plus petits présentant un pénis très réduit (♂ PP) ont une hauteur de coquille h > 4,0 mm, tandis que ceux qui montrent un gros pénis (♂ GP) ont une taille h > 4,4 mm. De plus, les femelles se différencient véritablement (femelles immatures ♀ I), avec un ovaire peu développé, quand h > 4,0 mm (Tabl. 29).

La vitesse de croissance relative étant plus importante chez les femelles que chez les mâles,et les femelles atteignant des hauteurs de coquille plus importantes, on ne peut en déduire *a priori* que la longévité est la même

dans les deux sexes. PELSENEER (1926) avait déjà établi cette hypothèse qui se trouve ici confirmée.

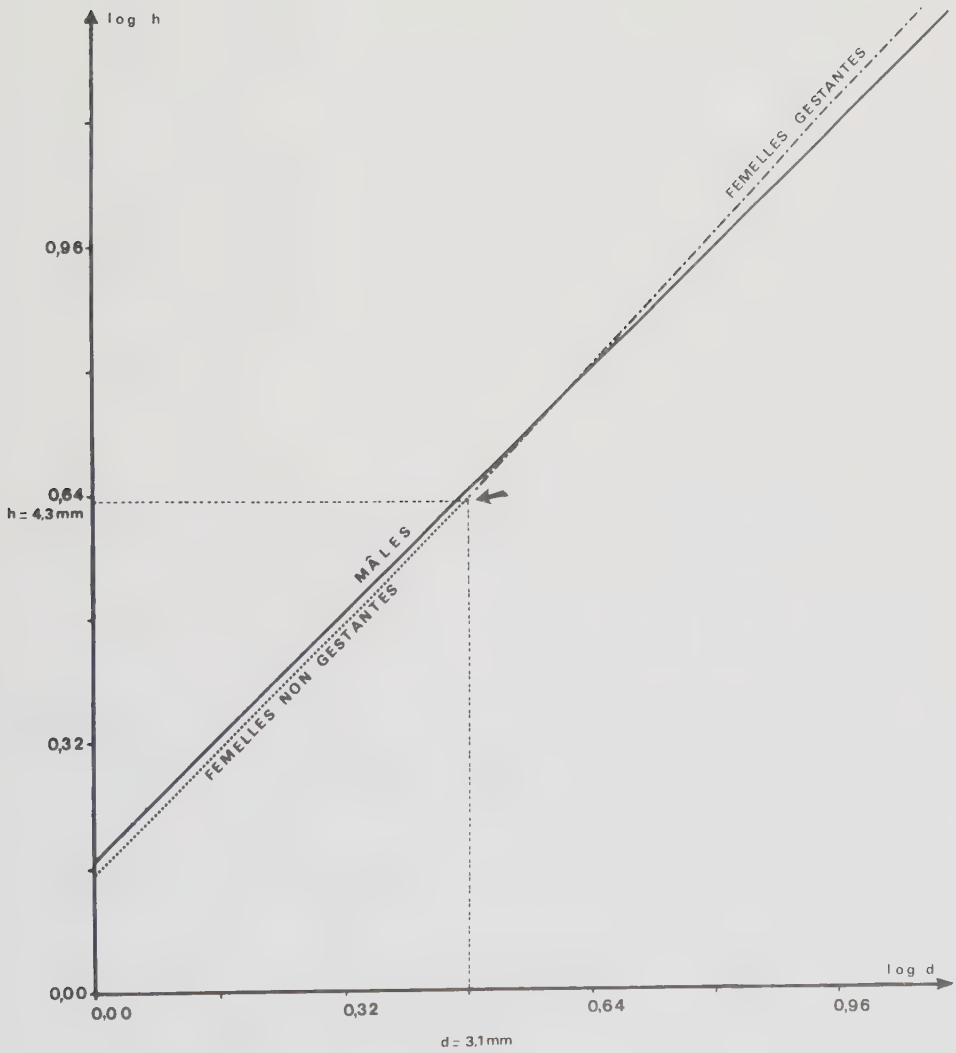


Fig. 32 - Graphique récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) selon l'état de maturité sexuelle, chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (coordonnées logarithmiques) .

Etat de maturité sexuelle.	Equation de la droite d'allom. de TEISSIER, en coordon. logar. ($H = \alpha \cdot D + B$)	Equation de la relation entre h et d en coordon. arith. ($h = b \cdot d^{\alpha}$)	Intervalle de définition h en mm.
Jeunes + Adultes	$H = 1,003\ D + 0,150$	$h = 1,414 \cdot d^{1,003}$	[0 16,7]
Jeunes	$H = 0,898\ D + 0,207$	$h = 1,612 \cdot d^{0,898}$	[0 3,9]
Adultes	$H = 1,008\ D + 0,146$	$h = 1,399 \cdot d^{1,008}$	[4,0 17,8]
Adultes mâles	$H = 0,986\ D + 0,163$	$h = 1,457 \cdot d^{0,986}$	[4,0 16,7]
Adultes femelles	$H = 1,027\ D + 0,132$	$h = 1,355 \cdot d^{1,027}$	[4,0 17,8]
Mâles GP	$H = 0,985\ D + 0,164$	$h = 1,460 \cdot d^{0,985}$	[4,4 16,7]
Mâles PP	$H = 0,971\ D + 0,173$	$h = 1,489 \cdot d^{0,971}$	[4,0 13,0]
Femelles non gestantes	$H = 0,982\ D + 0,162$	$h = 1,450 \cdot d^{0,982}$	[4,0 14,3]
Femelles gestantes	$H = 1,056\ D + 0,110$	$h = 1,287 \cdot d^{1,056}$	[4,3 17,8]

Tabl. 29 : Tableau récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (mode semi-battu - niveau à *Pelvetia canaliculata*).

4) Résultats chez *Littorina littorea* (L.)

GREEN, C.V. et GREEN, S.K. (1932) ont déjà étudié la croissance relative chez *Littorina littorea*, et trouvent ainsi une isométrie pour le diamètre en fonction de la hauteur de la coquille :

$$d = 0,75940\ h^{1,00055}$$
$$\text{poids} = 0,000194\ h^{3,04160}$$
(pour 8mm < h < 27,9 mm)

Cependant, ORRHAGE (1969) a montré que la relation de croissance entre le diamètre et la hauteur de la coquille n'est pas une isométrie :

$$d = 0,1373 + 0,7105\ h$$

Par contre, si *Littorina littorea* est infecté par un Annélide Polychète *Spionidae*, *Polydora ciliata* (Johnston) , la relation est modifiée et devient :

$$d = 0,4943 + 0,6819\ h\ .$$

Cela montre donc que le facteur parasitisme peut avoir une grande influence sur la croissance et qu'il ne doit pas être négligé.

A Penvins, la population globale de *Littorina littorea* présente une allométrie de croissance légèrement majorante de la hauteur de la coquille, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (Tabl. 30 ; fig. 33).

Jeunes + Adultes	Jeunes	Adultes
α = 1,028 ± 0,004	α = 0,942 ± 0,010	α = 1,100 ± 0,011
B = 0,138 ± 0,004	B = 0,196 ± 0,007	B = 0,066 ± 0,011
r = 0,994	r = 0,979	r = 0,979
D = 0,861 ± 0,183	D = 0,690 ± 0,106	D = 1,003 ± 0,086
H = 1,023 ± 0,188	H = 0,846 ± 0,099	H = 1,170 ± 0,095
N = 790	N = 358	N = 432

Tabl. 30 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.) (coordonnées logarithmiques).

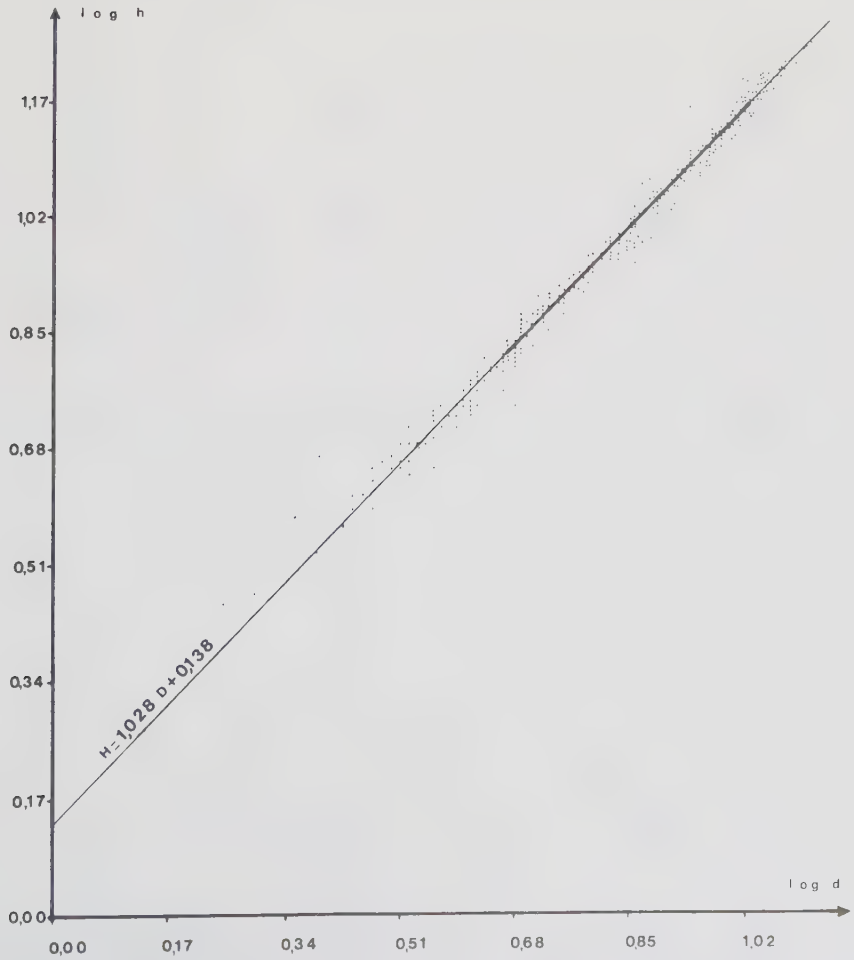


Fig. 33 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.) (coordonnées logarithmiques).

L'allométrie minorante chez les jeunes, ne devient en réalité majorante que chez les adultes (Fig. 34 A et 34 B). Néanmoins, elle est plus importante chez les mâles que chez les femelles (Tabl. 31 ; fig. 34 C et 34 D).

Mâles	Femelles
α = 1,122 ± 0,015	α = 1,080 ± 0,015
B = 0,044 ± 0,015	B = 0,086 ± 0,015
r = 0,981	r = 0,978
D = 1,015 ± 0,083	D = 0,992 ± 0,088
H = 1,183 ± 0,093	H = 1,157 ± 0,095
N = 211	N = 221

Tabl. 31 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon le sexe, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.)(coordonnées logarithmiques).

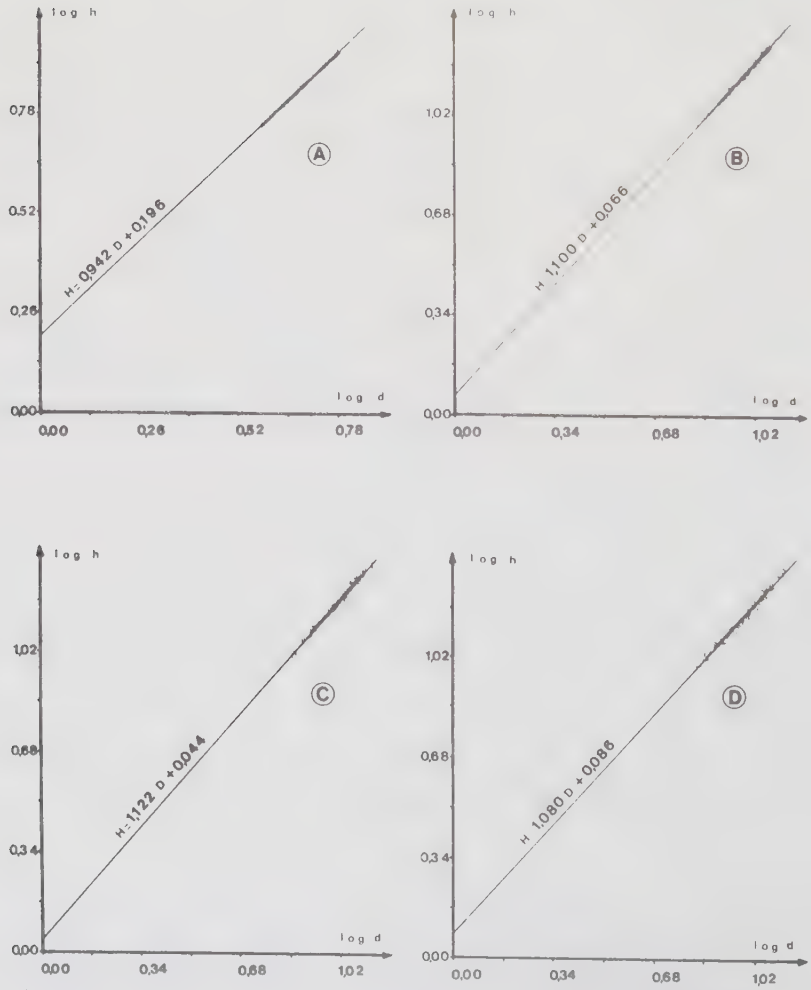
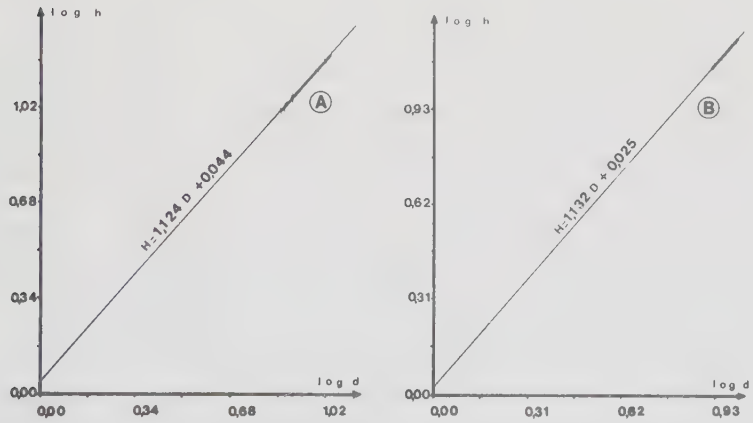


Fig. 34 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon l'état de maturité sexuelle et le sexe, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.) (coordonnées logarithmiques).
A : jeunes (J) ; B : adultes ; C : adultes mâles ; D : adultes femelles.

On ne note pas, à ce point de vue, de différences sensibles selon l'état de maturité des femelles. En ce qui concerne les mâles, il faut remarquer que les mâles intermédiaires (♂ MP) se situent bien entre les mâles immatures (♂ PP) et les mâles matures (♂ GP) , et sont très proches de ces derniers (Tabl. 32 ; fig. 35).

Mâles PP	Mâles MP	Mâles GP
α = 1,124 ± 0,029	α = 1,132 ± 0,144	α = 1,137 ± 0,025
B = 0,044 ± 0,027	B = 0,025 ± 0,140	B = 0,028 + 0,027
r = 0,978	r = 0,941	r = 0,966
D = 0,950 ± 0,089	D = 0,970 ± 0,045	D = 1,051 ± 0,056
H = 1,113 ± 0,101	H = 1,123 ± 0,050	H = 1,223 ± 0,063
N = 58	N = 19	N = 134

Tabl. 32 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) chez les adultes mâles en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.) (coordonnées logarithmiques).



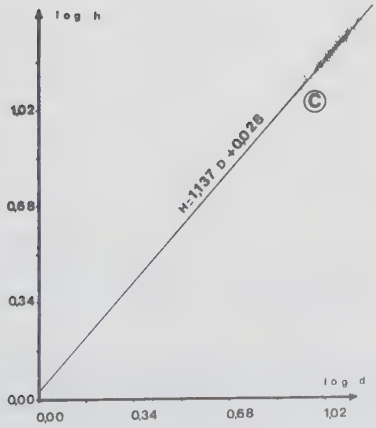


Fig. 35 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon l'état de maturité sexuelle du mâle, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.) (coordonnées logarithmiques).

A : mâles immatures (♂ PP)
B : mâles intermédiaires (♂ MP)
C : mâles matures (♂ GP)

La comparaison statistique des pentes des diverses droites d'allométrie vient renforcer les conclusions énoncées ci-dessus (Tabl. 33).

Comparaison des pentes des droites d'allométrie entre :	Différence entre les pentes : dif α	Ecart-type de la différence entre les pentes $\sqrt{\text{dif } \alpha}$	Différence des pentes.
Jeunes et adultes	0,158	0,015	Très significative
Mâles et femelles	0,043	0,021	significative
Mâles GP et mâles PP	0,013	0,038	Non significative

Tabl. 33 : Comparaison des droites d'allométrie chez *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Pelvetia canaliculata*).

En portant toutes les données significatives sur un même graphique et en tenant compte des observations faites au cours des dissections (Fig. 36), on remarque que l'on obtient deux points de changement de pente, l'un correspondant à l'apparition du pénis chez le mâle (♂ PP) (d = 7,4 mm ; h = 10,4 mm) , l'autre au commencement de la différenciation de l'ovaire chez la femelle (♀ I) (d = 6,5 mm ; h = 9,1 mm). Il est alors possible d'établir un tableau récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (Tabl. 34).

Etat de maturité sexuelle.	Equation de la droite d'allom. de TEISSIER, en coord. logar. ($H = \alpha \cdot D + B$)	Equation de la relation entre h et d en coord. arith. ($h = b \cdot d^{\alpha}$)	Intervalle de définition h en mm
Jeunes + Adultes	$H = 1,028\ D + 0,138$	$h = 1,374 \cdot d^{1,028}$	[0 22,0]
Jeunes	$H = 0,942\ D + 0,196$	$h = 1,570 \cdot d^{0,942}$	[0 9,0]
Adultes	$H = 1,100\ D + 0,066$	$h = 1,164 \cdot d^{1,100}$	[9,1 22,0]
Adultes mâles	$H = 1,122\ D + 0,044$	$h = 1,107 \cdot d^{1,122}$	[10,4 21,2]
Adultes femelles	$H = 1,080\ D + 0,086$	$h = 1,219 \cdot d^{1,080}$	[9,1 22,0]
Mâles PP	$H = 1,124\ D + 0,044$	$h = 1,107 \cdot d^{1,124}$	[10,4 20,6]
Mâles MP	$H = 1,132\ D + 0,025$	$h = 1,059 \cdot d^{1,132}$	[11,8 17,6]
Mâles GP	$H = 1,137\ D + 0,028$	$h = 1,067 \cdot d^{1,137}$	[11,4 21,2]

Tabl. 34 : Tableau récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome chez *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus spiralis*).

En appliquant à notre matériel les critères antérieurement définis de maturité sexuelle, nous avons pu observer que les femelles se différencient et sont matures avant les mâles . Ainsi, *Littorina littorea* est mature pour une hauteur de coquille h > 11,4 mm chez le mâle et pour h > 10,6 mm chez la femelle . La croissance étant plus rapide chez les mâles d'une part, et les femelles atteignant une hauteur de coquille plus élevée d'autre part, il semble bien logique de déduire que les femelles vivent plus longtemps que les mâles. PELSENEER (1926) est déjà parvenu à la même conclusion. Par contre, pour MOORE (1937) qui a peut-être travaillé sur un matériel vivant dans des conditions écologiques très différentes, la vitesse de croissance du mâle est moins rapide que celle de la femelle.

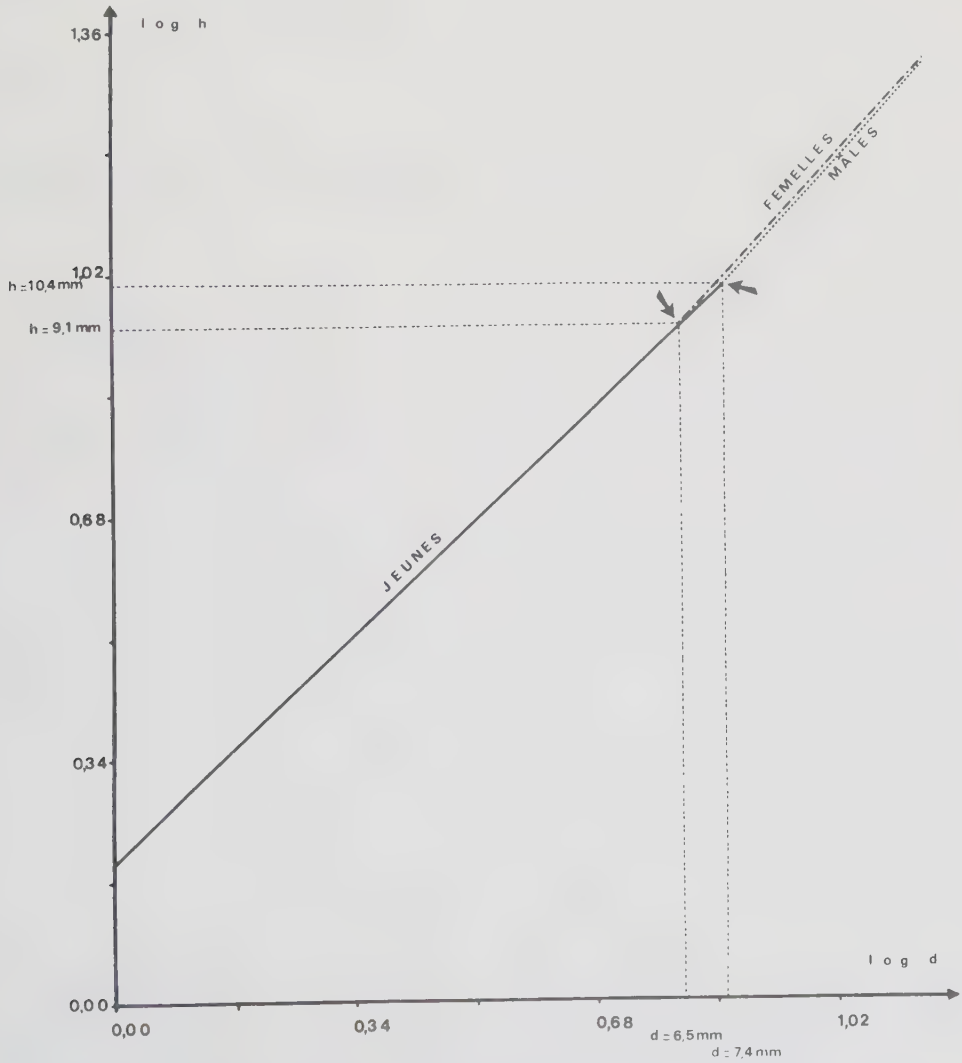


Fig. 36 - Graphique récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome chez *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Pelvetia canaliculata*).

5) Résultats chez *Littorina littoralis* (L.)

Chez cette espèce, quel que soit l'état de maturité sexuelle des individus, la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome présente une allométrie majorante très marquée, plus importante toutefois, chez les adultes que chez les jeunes (Tabl. 35 ; fig. 37 , 38 A et 38 B).

Population globale (jeunes + adultes)	Jeunes	Adultes
α = 1,199 ± 0,009	α = 1,133 ± 0,036	α = 1,232 ± 0,011
B =-0,065 ± 0,008	B =-0,004 ± 0,013	B =-0,096 ± 0,010
r = 0,983	r = 0,996	r = 0,977
D = 0,919 ± 0,126	D = 0,347 ± 0,199	D = 0,927 ± 0,103
H = 1,037 ± 0,151	H = 0,389 ± 0,225	H = 1,046 ± 0,127
N = 719	N = 90	N = 629

Tabl. 35 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) , chez *Littorina littoralis* (L.) (coordonnées logarithmiques).

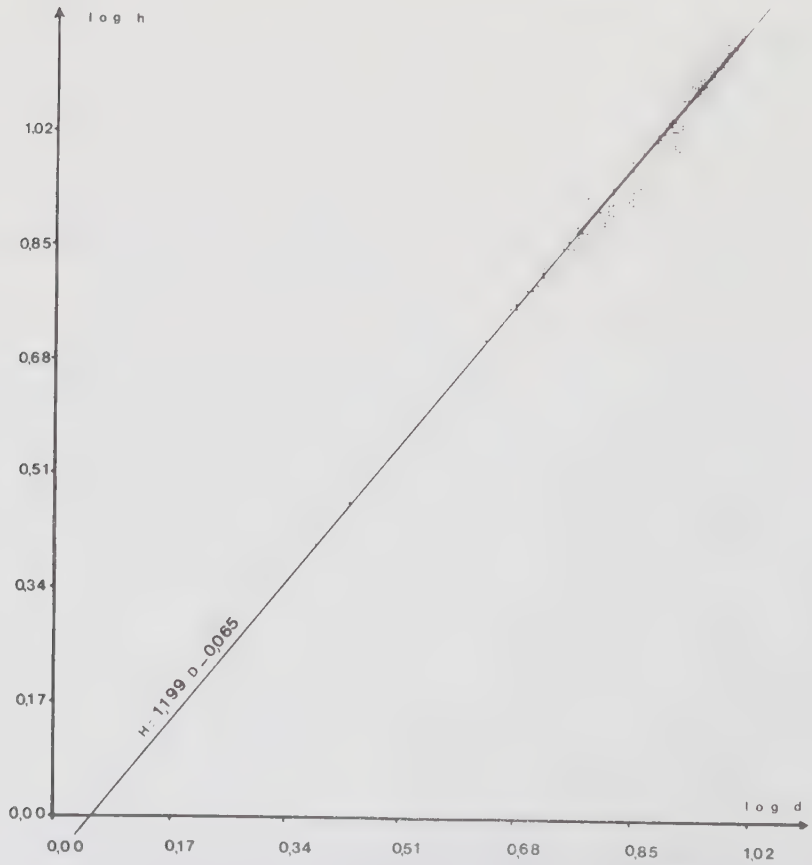


Fig. 37 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littoralis* (L.) (coordonnées logarithmiques).

La croissance relative est un peu plus importante chez les mâles que chez les femelles (Tabl. 36 ; fig. 38 C et 38 D).

Mâles	Femelles
α = 1,281 ± 0,020	α = 1,211 ± 0,013
B =-0,143 ± 0,019	B =-0,078 ± 0,012
r = 0,966	r = 0,981
D = 0,942 ± 0,084	D = 0,916 ± 0,114
H = 1,064 ± 0,106	H = 1,033 ± 0,139
N = 281	N = 348

Tabl. 36 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon le sexe, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littoralis* (L.)(coordonnées logarithmiques).

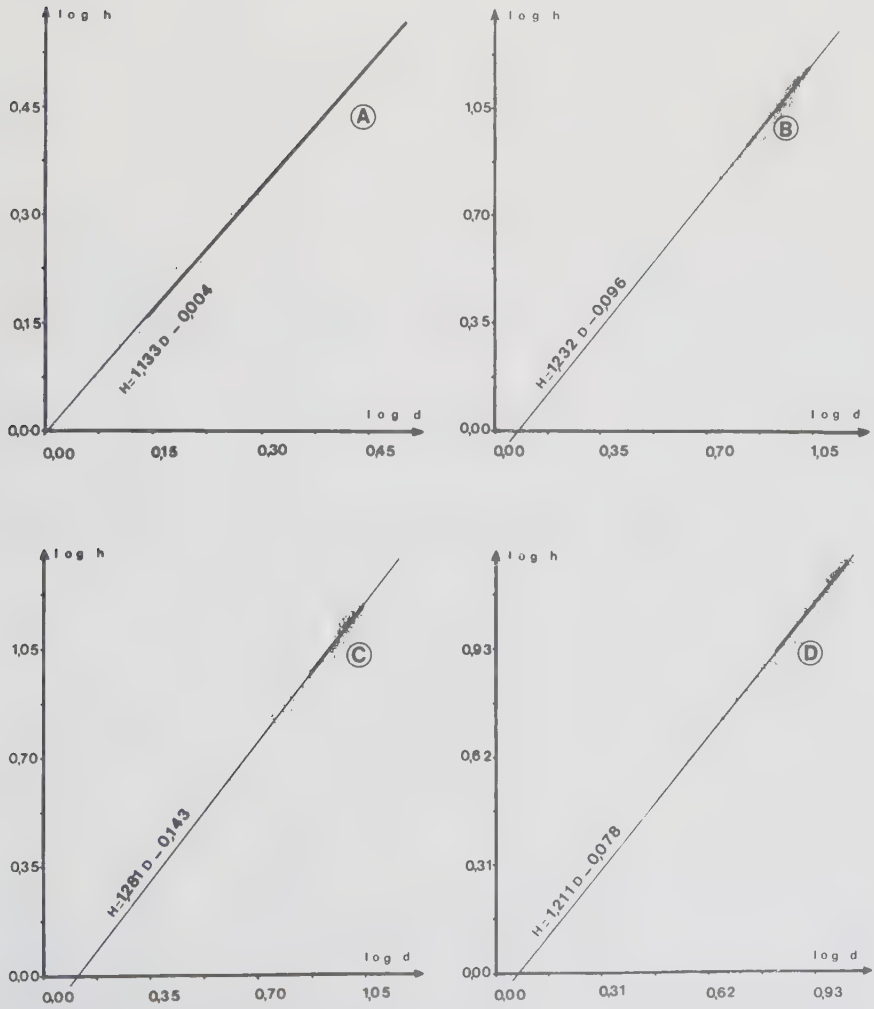


Fig. 38 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon l'état de maturité sexuelle et le sexe, en fonction du diamètre de l'ouverture de la coquille (D) chez *Littorina littoralis* (L.) (coordonnées logarithmiques)

A : jeunes (J) ; B : adultes ; C : adultes mâles ; D : adultes femelles.

La maturité sexuelle n'amène pas de changement concernant la croissance relative chez les femelles ; il n'en est pas de même chez les mâles (Tabl. 37 ; fig. 39).

Mâles PP	Mâles GP
α = 1,165 ± 0,043	α = 1,292 ± 0,054
B =-0,052 ± 0,035	B =-0,151 ± 0,053
r = 0,966	r = 0,806
D = 0,807 ± 0,089	D = 0,977 ± 0,033
H = 0,889 ± 0,105	H = 1,110 ± 0,042
N = 77	N = 204

Tabl. 37 : Principaux paramètres de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon la maturité sexuelle chez les mâles, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littoralis* (L.) (coordonnées logarithmiques).

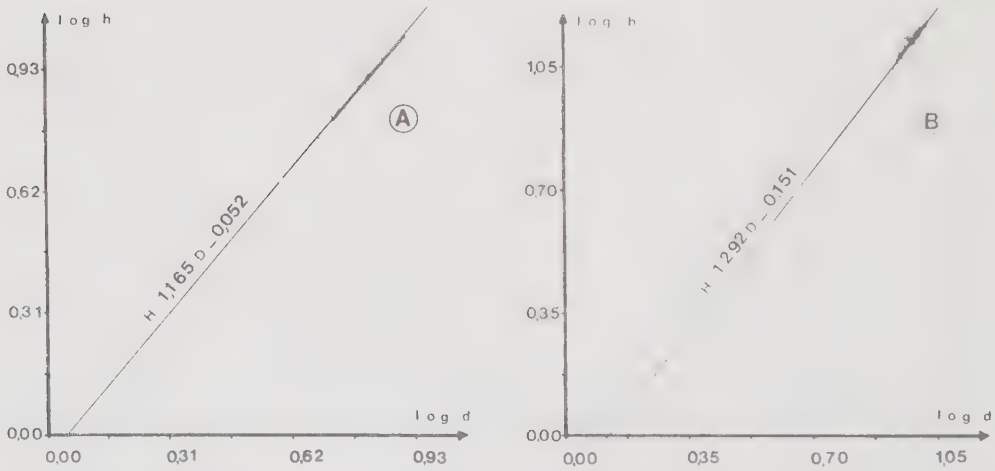


Fig. 39 - Croissance relative de la hauteur de la coquille (H) selon la maturité sexuelle chez les mâles, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littoralis* (L.) (coordonnées logarithmiques).

A : mâles PP ; B : mâles GP .

Les différences de pentes des droites d'allométrie entre jeunes et adultes d'une part, et mâles et femelles d'autre part sont significatives(Tabl.38)

Comparaison des pentes des droites d'allométrie entre :	Différence entre les pentes dif dif α	Ecart-type de la différence entre les pentes $\sqrt{\text{dif } \alpha}$	Différence des pentes
Jeunes et Adultes	0,099	0,038	Significative
Mâles et femelles	0,070	0,024	Significative
Mâles GP et mâles PP	0,127	0,069	Non significative

Tabl. 38 : Comparaison des droites d'allométrie chez *Littorina littoralis* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus vesiculosus* - *Ascophyllum nodosum*).

Tous les résultats significatifs obtenus (Tabl. 39) sont portés sur un même graphique (Fig. 40).

Etat de maturité sexuelle	Equation de la droite d'allom. de TEISSIER, en coordon. logar. ($H = \alpha . D + B$)	Equation de la relation entre h et d en coordon. arith. ($h = b . d^{\alpha}$)	Intervalle de définition h en mm.
Jeunes + Adultes	$H = 1,199\ D - 0,065$	$h = 0,861 . d^{1,109}$	[0 15,4]
Jeunes	$H = 1,133\ D - 0,004$	$h = 0,992 . d^{1,133}$	[0 4,9]
Adultes	$H = 1,232\ D - 0,096$	$h = 0,801 . d^{1,232}$	[5,0 15,4]
Adultes mâles	$H = 1,281\ D - 0,143$	$h = 0,719 . d^{1,281}$	[7,0 15,3]
Adultes femelles	$H = 1,211\ D - 0,078$	$h = 0,836 . d^{1,211}$	[5,0 15,4]
Mâles GP	$H = 1,292\ D - 0,151$	$h = 0,705 . d^{1,292}$	[8,9 15,3]
Mâles PP	$H = 1,165\ D - 0,052$	$h = 0,887 . d^{1,165}$	[7,0 14,0]

Tabl. 39 : Tableau récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome chez *Littorina littoralis* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus vesiculosus* - *Ascophyllum nodosum*).

Comme chez *Littorina littorea*, on constate l'existence de deux points de changement de pente, l'un (d = 4,3 mm ; h = 4,9 mm) correspondant à la différenciation sexuelle des femelles ; l'autre (d = 5,9 mm ; h = 7,0 mm) à celle des mâles. De plus, d'après les dissections effectuées, nous avons noté que les femelles étaient matures avant les mâles (♀ : h > 7,2 mm ; ♂ : h > 8,9 mm) . On peut donc penser que les femelles ont une longévité plus importante. PELSENER (1926), chez *Littorina littoralis* (L.), affirme qu'il n'y a pas de différence de taille entre les sexes, mais que les mâles vivent moins longtemps que les femelles. KNUDSEN (1949) affirme que le rapport diamètre / hauteur de la coquille varie dans le même sens que la température.

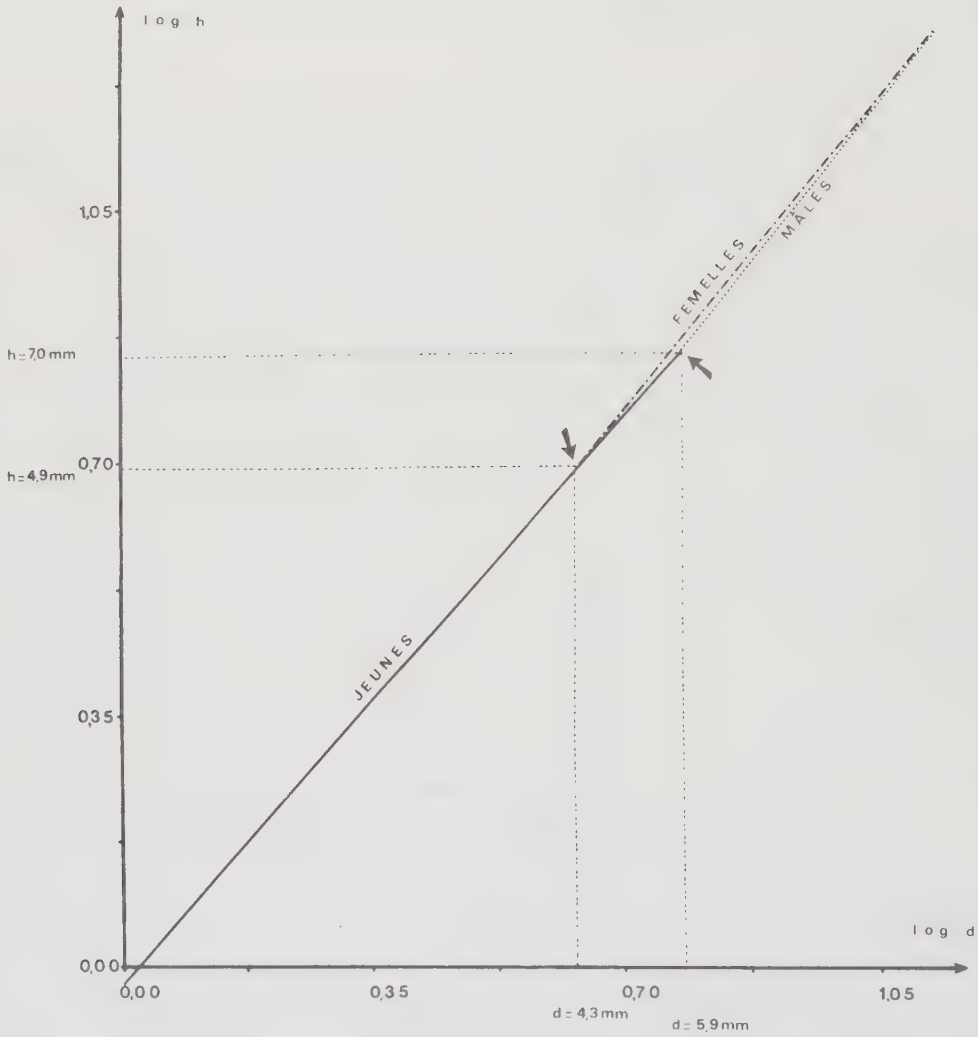


Fig. 40 - Graphique récapitulatif de la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littoralis* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus vesiculosus* - *Ascophyllum nodosum*).

C - INFLUENCE DU NIVEAU COTIDAL ET DU MODE SUR LA CROISSANCE RELATIVE DE LA HAUTEUR DE LA COQUILLE EN FONCTION DU DIAMETRE DE L'OUVERTURE DU PERISTOME.

Certains auteurs ont montré l'importance du mode et du niveau cotidal sur la croissance (HATTON, 1938 ; BERRY, 1961 ; GAILLARD, 1965). En général, la croissance est d'autant plus rapide que les animaux vivent à un niveau plus élevé. Cependant, VERMEIJ (1972) a noté récemment que les Gastéropodes Prosobranches marins de la zone intertidale, inféodés aux hauts niveaux, ont des coquilles d'autant plus grandes que le niveau est plus élevé, tandis que vers les bas niveaux, les tailles sont de plus en plus petites.

La zonation de quelques espèces de Littorines pouvant varier selon le mode, il nous a paru intéressant d'étudier les répercussions de cette variabilité spatiale sur la croissance relative des derniers paramètres étudiés précédemment. Une telle étude impliquant des analyses nombreuses, nous n'avons pu la conduire que sur la seule espèce *Littorina littorea* (L.) (Tabl. 40).

Tout d'abord, on constate que quel que soit le mode, on obtient le même type de croissance relative (Fig. 41) pour un niveau cotidal donné. Certes, dans tous les cas, les femelles se différencient "sexuellement" toujours avant

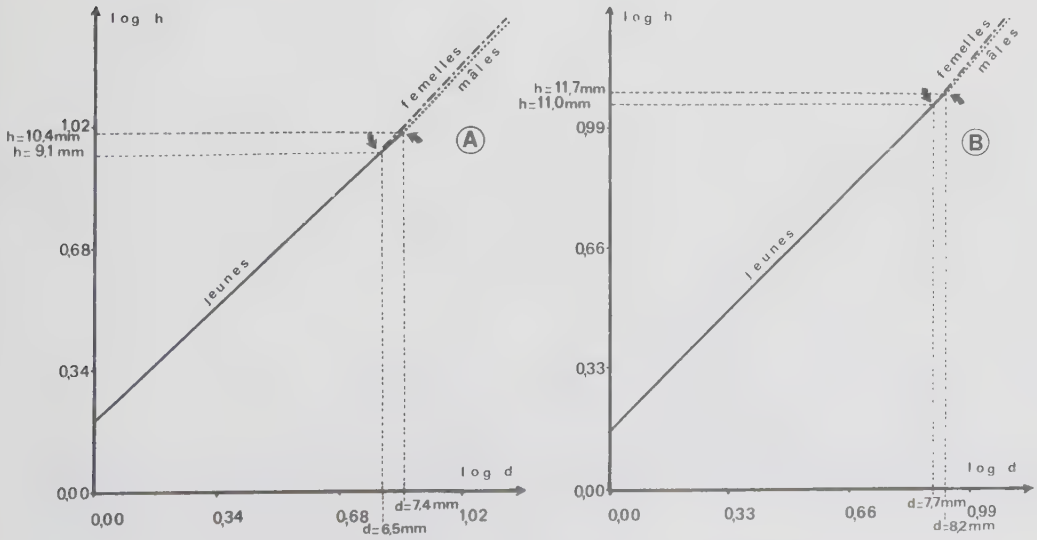


Fig. 41 - Influence du mode sur la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.) (coordonnées logarithmiques) (niveau à *Fucus spiralis*).

A : mode semi-battu ; B : mode battu

Etat de maturité sexuelle.	Mode battu		Mode semi-battu		Mode abrité
	Niveau *Fucus spiralis*	Niveau Moulière	Niveau *Fucus spiralis*	Niveau *F. vesiculosus*	Niveau *Fucus spiralis*
Population globale (Jeunes + Adultes)	α = 1,068 ± 0,012 B = 0,111 ± 0,012 r = 0,988 N = 234	α = 1,005 ± 0,005 B = 0,160 ± 0,003 r = 0,984 N = 1502	α = 1,028 ± 0,004 B = 0,138 ± 0,004 r = 0,994 N = 790	α = 1,018 ± 0,004 B = 0,148 ± 0,004 r = 0,993 N = 794	α = 1,003 ± 0,003 B = 0,151 ± 0,003 r = 0,983 N = 320
Jeunes	α = 1,009 ± 0,04 B = 0,156 ± 0,033 r = 0,982 N = 58	α = 0,987 ± 0,006 B = 0,169 ± 0,003 r = 0,977 N = 1396	α = 0,942 ± 0,010 B = 0,196 ± 0,007 r = 0,979 N = 358	α = 0,939 ± 0,009 B = 0,201 ± 0,006 r = 0,981 N = 417	α = 0,931 ± 0,004 B = 0,202 ± 0,003 r = 0,972 N = 122
Adultes	α = 1,143 ± 0,029 B = 0,034 ± 0,029 r = 0,943 N = 176	α = 1,058 ± 0,033 B = 0,123 ± 0,030 r = 0,947 N = 106	α = 1,100 ± 0,011 B = 0,066 ± 0,011 r = 0,979 N = 432	α = 1,119 ± 0,013 B = 0,052 ± 0,013 r = 0,974 N = 377	α = 1,107 ± 0,011 B = 0,072 ± 0,010 r = 0,965 N = 198

Tabl. 40 : Influence du mode et du niveau cotidal sur la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.) (coordonnées logarithmiques).

les mâles, mais cette différenciation correspond à des hauteurs de coquille différentes : en mode battu, les jeunes deviennent des adultes immatures, à sexes reconnaissables quand leurs coquilles atteignent des hauteurs bien supérieures à celles des exemplaires de mode semi-battu. Ce phénomène s'explique facilement par le fait que la croissance est plus rapide en mode battu qu'en mode semi-battu .

Pour la population inféodée au niveau du *Fucus spiralis*, l'allométrie de croissance légèrement positive en mode battu va le devenir moins en mode semi-battu et va laisser place à une isométrie en mode abrité (Fig. 42 A). Pour les jeunes, quel que soit le niveau cotidal, on enregistre le phénomène inverse, l'isométrie de croissance observée en mode battu est remplacée par une allométrie minorante en mode abrité (Fig. 42 B) . En ce qui concerne les adultes, l'allométrie est toujours du type majorant .

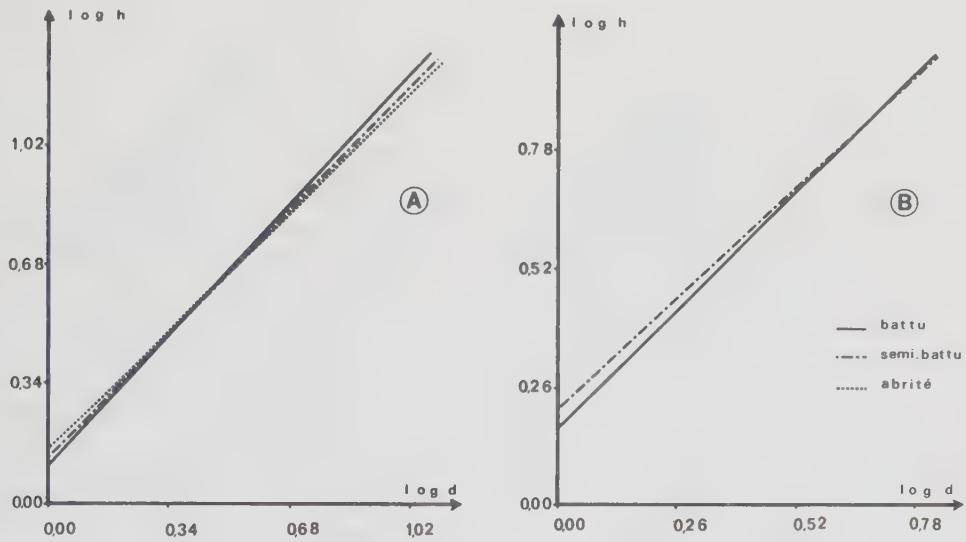


Fig. 42 - Importance du mode sur la croissance relative de la hauteur de la coquille (H) en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome (D) chez *Littorina littorea* (L.) (coordonnées logarithmiques).
A : population globale, niveau à *Fucus spiralis*.
B : jeunes, niveau à *Fucus vesiculosus*.

Il est possible alors d'établir un tableau à double entrée permettant de regrouper tous les résultats obtenus et de tester les pentes des différentes droites d'allométrie de TEISSIER entre elles (Fig. 43) . Pour tout niveau cotidal ou mode considéré, la différence de croissance relative est toujours très significative entre jeunes et adultes.

Ainsi, en ce qui concerne la population globale inféodée au niveau du *Fucus spiralis*, on peut constater que plus le mode est battu, plus le taux de croissance relative de la hauteur de la coquille en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome est important. En outre, plus le niveau cotidal est élevé, plus la croissance relative est forte. Si l'on considère uniquement les individus jeunes, on remarque que le niveau n'a aucune influence sur la croissance relative ; par contre, le mode intervient, mais seulement pour les animaux vivant aux niveaux cotidaux moyens et inférieurs chez lesquels il favorise la croissance relative de la hauteur par rapport au diamètre. Chez les adultes, mode et niveau cotidal n'ont aucune action importante sur le taux de croissance.

Enfin, l'action importante du facteur trophique peut expliquer la croissance plus rapide en mode battu, au niveau du *Fucus spiralis* (Moulière) où la nourriture y est plus abondante.

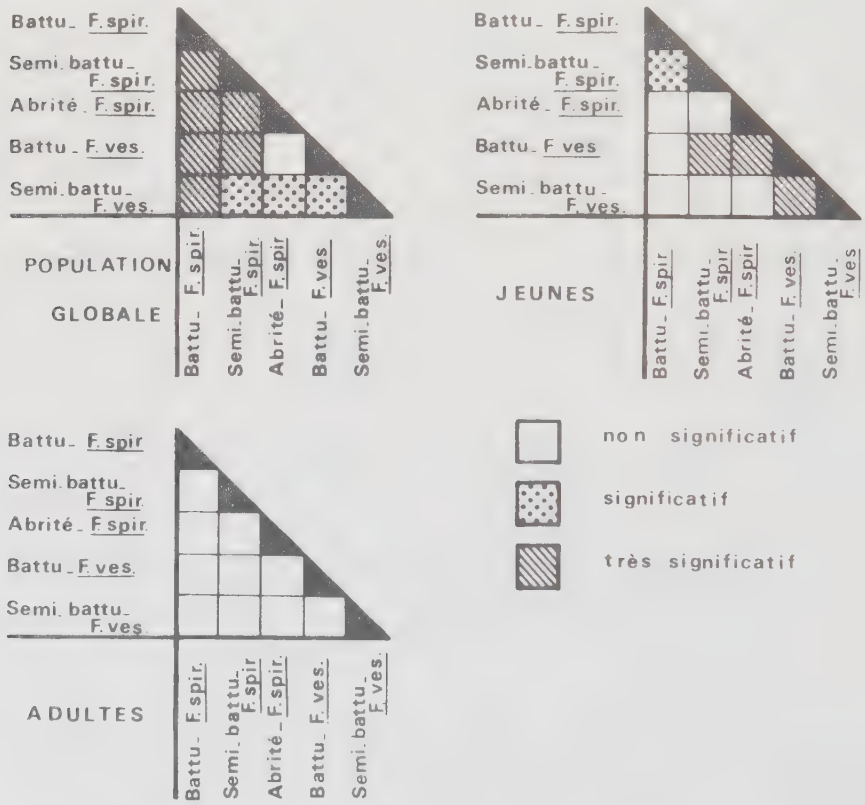


Fig. 43 - Mise en évidence des différences de pente des droites d'allométrie de la croissance relative de la hauteur de la coquille, selon le mode et le niveau cotidal, en fonction du diamètre de l'ouverture du péristome chez *Littorina littorea* (L.).

D - CROISSANCE LINEAIRE ABSOLUE ET LONGEVITE.

1) Méthode d'étude.

La croissance doit pouvoir s'exprimer par une formule mathématique relativement simple, facile à incorporer dans les équations de rendement et conforme aux données d'observations sur la taille aux divers âges . Cependant, souvent l'analyse de populations s'attache beaucoup plus au taux de croissance qu'à la taille des individus à différents âges.

Pour étudier la croissance absolue des Mollusques, l'une des méthodes les plus simples et les plus rationnelles consiste à suivre une cohorte (1) et à mesurer les individus à intervalles de temps réguliers (GAILLARD, 1965 ; LEVEQUE, 1971). Cette technique est facilement utilisable pour des Mollusques mis en élevage et ayant une croissance rapide. Cependant, il est bon de noter que ces conditions de vie en laboratoire sont très souvent artificielles et ne correspondent généralement pas à celles du biotope naturel.

Lorsque la durée de vie des Mollusques est assez longue, comme c'est le cas chez les Littorines, et que la période d'étude est relativement limitée dans le temps, il faut utiliser une autre méthode.

Quelle que soit l'espèce de Littorines étudiée, l'analyse des populations montre qu'elles présentent une structure de type polymodal . Nous avons donc utilisé la méthode du papier graphique à probabilité de HAZEN (1913), préconisée par HARDING (1949), légèrement modifiée par HARRIS (1968), puis utilisée, en particulier chez les Gastéropodes Prosobranches, par WILLIAMS (1964) chez *Littorina littorea* (L.) et FRANZ (1971) chez *Urosalpinx cineraria* Say.

Sur ce papier fonctionnel gausso-arithmétique, on porte les pourcentages cumulés de la fréquence des tailles sur l'échelle gaussienne et les hauteurs des coquilles sur l'échelle arithmétique. Si la distribution est unimodale gaussienne, la courbe cumulative est une droite ; par contre, dans le cas d'une structure polymodale, la courbe présente des points d'inflexions correspondant aux pourcentages pour chaque mode de la population totale. Il est possible alors de décomposer une courbe polymodale de fréquence en distributions

---

(1) Selon la définition des écologistes, une cohorte est un groupe d'individus nés tous à la même date ou dans un laps de temps très court et vivant ensemble dans les mêmes conditions.

gaussiennes, donc de mettre en évidence les divers modes et l'écart-type correspondant à chacune des distributions (Fig. 44). Ainsi, pour chaque prélèvement mensuel effectué selon les normes précèdemment décrites, il est possible de connaître les différents modes caractérisant la population étudiée (1).

Afin d'avoir une idée de l'importance de la croissance chez les différentes espèces de Littorines étudiées, nous avons effectué pendant quelques mois des captures, marquages et recaptures de plusieurs individus . La méthode de marquage de la coquille à la peinture utilisée est celle que préconisent HANCOCK et URQUHART (1958) (2).

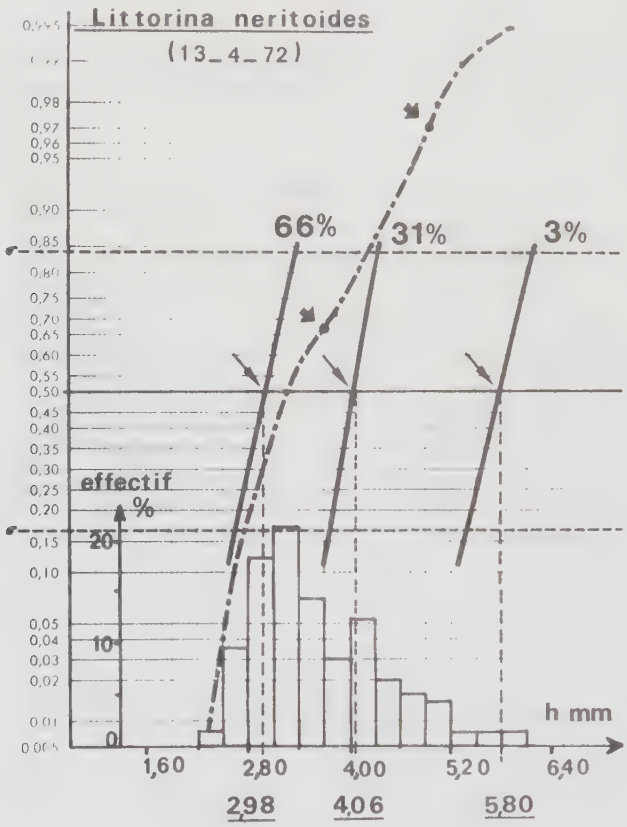


Fig. 44 - Exemple de décomposition d'une courbe polymodale de fréquence en distributions gaussiennes par la méthode du papier graphique à probabilité .

(1) Il existe une méthode similaire de décomposition d'une courbe polymodale de fréquence en distributions gaussiennes, mais uniquement par le calcul (BATTACHARYA, 1967).

(2) Nous remercions Monsieur L. MARTEIL, chez de service adjoint à l'I.N.S.T.P.M. qui a bien voulu nous indiquer cette technique de marquage et nous procurer le matériel.

En ayant soin de prendre en considération les valeurs de croissance ainsi déterminées, nos données ont été traitées selon la méthode de PETERSEN (1896) qui est couramment utilisée par les ichtyologues et les halieutes. Les modes de la distribution d'une espèce définie au cours d'un mois donné sont reliés aussi logiquement que possible à ceux de la distribution du mois suivant . Une progression régulière peut ainsi se dégager pendant plusieurs mois. On admet alors que cette progression modale matérialise la croissance d'une classe d'âge sans qu'il soit nécessaire d'en connaître l'âge réel.

" Une formule de croissance doit être facile à ajuster aux données observées, comporter peu de constantes et ne pas donner des résultats illogiques en dehors des limites des données utilisées " (GULLAND, 1969). Pour cette raison, nous utilisons l'équation de Von BERTALANFFY (1938) couramment employée par les ichtyologues et qui est une représentation simple de la croissance, car elle comporte peu de constantes. Ce modèle mathématique a été utilisé , chez les Mollusques, par quelques chercheurs dont HUGUES (1970) pour le Bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa), LEVEQUE (1971) pour plusieurs Mollusques benthiques du lac Tchad et POORE (1972) pour plusieurs espèces du genre *Haliotis*.

En appliquant nos données (hauteur de la coquille h), l'équation de Von BERTALANFFY peut s'écrire :

$$\boxed{ht = h_\infty \left[1 - e^{-K(t - t_0)} \right]} \qquad (2)$$

où : t = âge exprimé en mois.

t_0= temps hypothétique auquel l'animal aurait eu une hauteur de coquille nulle, si cette dernière avait toujours grandi suivant l'équation de croissance adoptée.

K = Constante expérimentale de la croissance, indiquant la vitesse à laquelle la hauteur se rapproche de la valeur h_∞.

ht= hauteur de la coquille de l'animal, exprimée en mm, au temps t.

h_∞= hauteur maximale de la coquille, atteinte quand le taux de croissance est nul.

---

(1) Nous remercions Monsieur TRAVERS, Ingénieur du Centre de Calcul Inter-Universitaire de Bretagne, qui a bien voulu vérifier nos calculs.

-- Détermination de h_∞ :

Ce paramètre n'a aucune signification biologique. Il ne représente qu'une simple estimation de la hauteur théorique maximale moyenne de la coquille à partir des données d'observation (KNIGHT, 1968).

Il est déterminé graphiquement par l'intersection de la droite : $h_{t+1} = f(h)_t$ (courbe de FORD-WALFORD) avec la bissectrice des axes de coordonnées $(h_{t+1} = h_t)$.

-- Détermination de la constante K :

La pente a de la courbe de FORD-WALFORD est égal à e^{-K}, d'où :

$$a = e^{-K}$$

$$a = \frac{1}{e^K}$$

$$e^K = \frac{1}{a}$$

$$\text{Log } e^K = \text{Log } \frac{1}{a}$$

$$K = \text{Log } \frac{1}{a}$$

$$K = \log \frac{1}{a} \times \frac{1}{M}$$

$$\boxed{K = -\log a \times 2{,}30259} \qquad (1)$$

--Calcul de t_0 :

On sait que : $t_0 = t + \frac{1}{K} \text{Log} \left(\frac{h_\infty - ht}{h_\infty}\right)$

$$t_0 = t + \frac{1}{K} \log \left(\frac{h_\infty - ht}{h_\infty}\right) \times \frac{1}{M}$$

$$\boxed{t_0 = t + \frac{1}{K} \log \left(\frac{h_\infty - ht}{h_\infty}\right) \times 2{,}30259}$$

La détermination de l'âge chez les Mollusques reste encore actuellement un problème souvent inabordé. Il est impossible *à priori* de situer sur l'axe des temps, la date de naissance d'une classe donnée (t = 0) . Par contre,

---

(1) Log x désigne le logarithme népérien ou naturel, tandis que log x correspond au logarithme décimal ou vulgaire.

on peut utiliser une origine secondaire $(t' = 0)$ correspondant à la date de la première capture des plus petits individus d'une espèce donnée (méthode utilisée par GARCIA, PETIT et TROADEC, 1970). On peut alors calculer un paramètre équivalent à t_o que l'on appelle t'_o. Il faut alors admettre dans la suite des calculs que tous les petits individus d'une même espèce sont capturés à partir d'une même taille et que les lois de croissance sont identiques pour toutes les classes d'âge. Il est alors possible de calculer l'équation de Von BERTALANFFY en prenant comme origine des temps, la date du recrutement $(t' = 0)$ des plus petits individus d'une même espèce :

$$ht' = h\infty \left[1 - e^{-K (t' - t'_o)} \right]$$

(t' : temps écoulé depuis la première capture des plus petits individus de l'espèce).

On trace ainsi la courbe théorique de croissance de la hauteur de la coquille (h) en fonction du temps (t') écoulé depuis la première capture. Connaissant alors la hauteur de la coquille à la naissance et supposant que la loi de croissance est toujours la même, d'après le graphique, il est possible de déterminer $t = 0$. On effectue donc un changement d'axes en prenant comme origine du temps la date de naissance des individus $(t = 0)$ c'est-à-dire la date de la métamorphose et de la fixation des larves pour les espèces à capsules ovigères pélagiques et celle de la sortie des jeunes pour les espèces vivipares ou à pontes fixées sur les Fucacées.

L'équation de Von BERTALANFFY devient alors :

$$ht = h\infty \left[1 - e^{-K (t - t_o)} \right]$$

(t étant alors l'âge de l'individu en mois).

Enfin, connaissant les différentes valeurs de h pour la population étudiée, il est facile de déterminer la longévité de l'espèce.

Les courbes théoriques de croissance représentent les moyennes de croissance des individus et font abstraction des variations individuelles. Cette méthode est plus précise et plus satisfaisante que les techniques de marquage et de recapture qui permettent de construire des courbes de croissance en mettant bout à bout les segments de droite obtenus. Il est possible, en outre, de comparer les courbes de croissance des diverses espèces en étudiant les variations éventuelles des paramètres K et $h\infty$.

2) Résultats chez *Littorina neritoides* (L.)

Les travaux relatifs à la croissance de *Littorina neritoides* sont pratiquement inexistants, cela étant dû probablement à la petite taille de l'animal . LYSAGHT (1941) a montré que le taux de croissance diminue avec l'âge et devient très faible à partir d'une hauteur de coquille de 6 millimètres environ . THIRIOT-QUIEVREUX (1967) a pu mettre en évidence, chez *Littorina neritoides* de méditerranée, le fait que la larve véligère, juste avant sa métamorphose, présente une coquille ayant 3 tours de spire et mesurant 350 microns de hauteur. Cet auteur a réussi, par la suite, à suivre en élevage, la croissance de cette espèce et à montrer que le nombre de tours de spire va en augmentant jusqu'à la maturité sexuelle où il est alors de 6. Ensuite, il ne s'effectue plus qu'un simple accroissement de taille sans augmentation du nombre de tours de spire (Tabl. 41). Ce critère n'est malheureusement guère utilisable, car souvent les premiers tours de spire sont complètement ou partiellement effacés par l'abrasion.

Age après la métamorphose.	Hauteur (h) de la coquille en mm.	Nombre de tours de spire.
1 mois et demi	0,90	4
2 mois	1,50	5
3 mois	1,75	6
4 mois	2,50	6
5 mois	3,00	6

Tabl. 41 : Croissance de *Littorina neritoides* (L.) selon THIRIOT-QUIEVREUX (1967).

En ce qui concerne nos propres résultats (fig. 45 et 46), nous avons pris comme taille de première capture $h = 1,30$ mm au temps $t' = 0$. En utilisant également les résultats obtenus par THIRIOT-QUIEVREUX (2 mois après la métamorphose : $h = 1,5$ mm), nous avons pu déterminer les principaux paramètres de l'équation de Von BERTALANFFY et trouver :

$$h_t = 7,60 \left[1 - e^{-0,05 \ (t + 2)} \right]$$

Il est alors possible d'établir un tableau donnant les valeurs de la hauteur de la coquille en fonction de l'âge (Tabl. 42).

Age	Hauteur (h) de la coquille en mm.
6 mois	2,50
1 an	3,80
1 an et demi	4,80
2 ans	5,60
2 ans et demi	6,10
3 ans	6,40

Tabl. 42 : Relation entre l'âge et la hauteur de la coquille (h) chez *Littorina neritoides* (L.) (mode semi-battu - niveau inférieur des Lichens).

Ainsi, les résultats exposés ci-dessus permettent de penser que *Littorina neritoides* vit environ 3 ans. En utilisant les résultats acquis au cours de notre étude de croissance relative, on peut affirmer que les jeunes deviennent adultes à 3 mois environ (hauteur de la coquille h > 2,20 mm) et que les femelles ont une longévité supérieure de 1 an environ à celle des mâles.

Toutefois, ces résultats ne doivent pas être considérés comme absolus, mais comme indicateurs, dans la mesure où nous avons fait appel à des valeurs de taille de la coquille à la métamorphose provenant d'une étude effectuée dans une autre région.

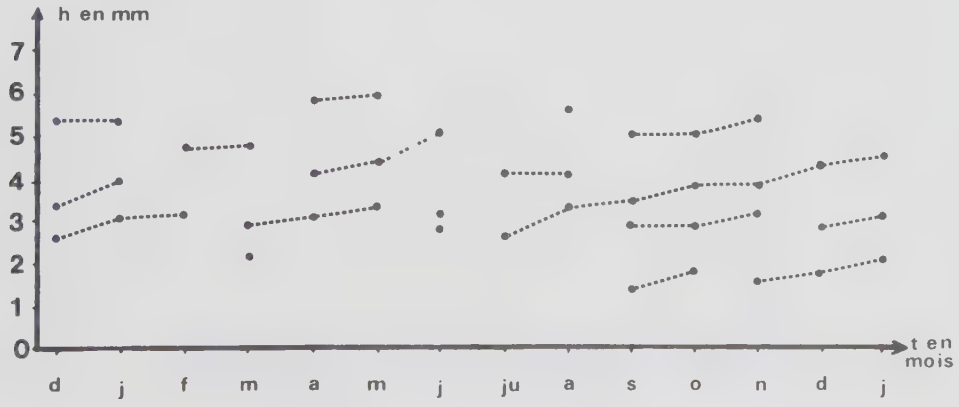


Fig. 45 - Progressions modales de la population de *Littorina neritoides* (L.) (mode semi-battu - niveau Lichens) (du 20.12.71 au 10.1.73)

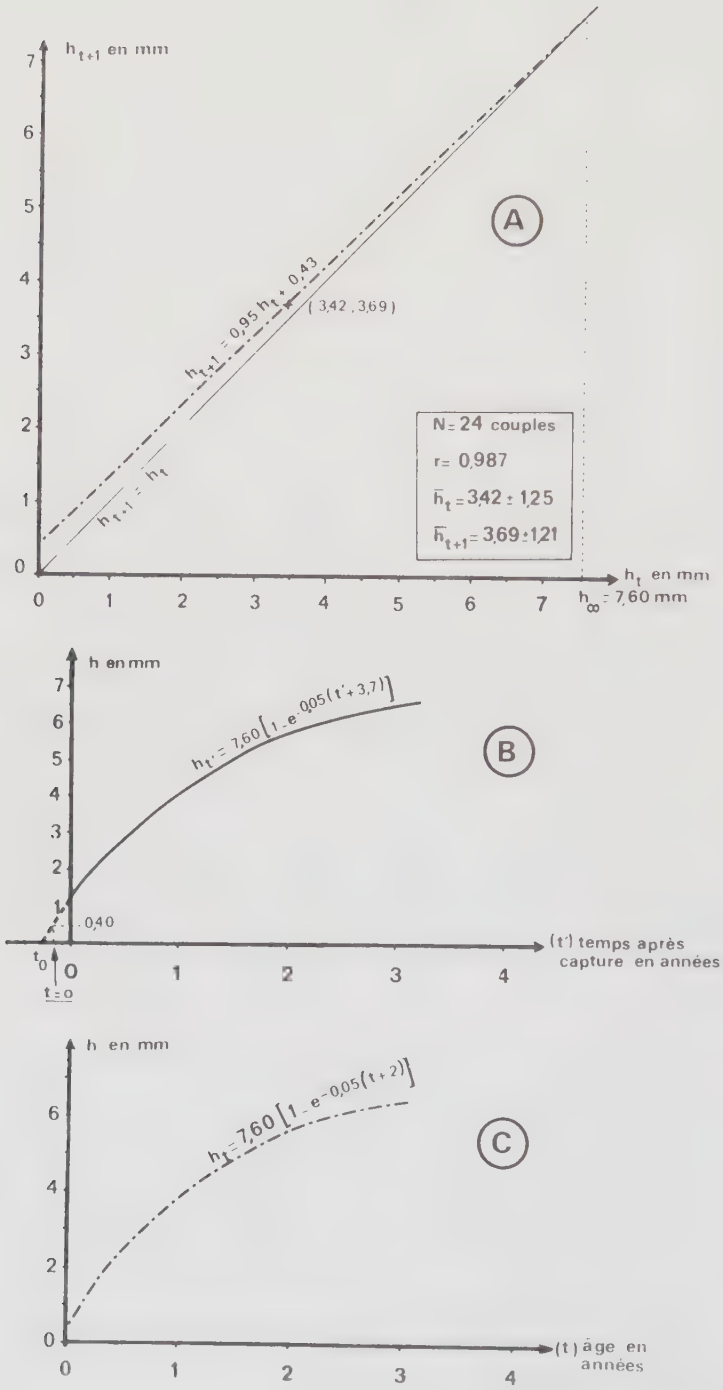


Fig. 46 - Estimation des constantes de croissance pour *Littorina neritoides* (L.) (mode semi-battu - niveau Lichens) .

A : Courbe de FORD-WALFORD $h_{t+1} = f\ (h_t)$:

B : Courbe de croissance théorique de la hauteur de la coquille en fonction du temps écoulé depuis la première capture ;

C : Courbe de croissance théorique de la hauteur de la coquille en fonction de l'âge.

3) Résultats chez *Littorina saxatilis* (Olivi).

L'étude de la croissance chez *Littorina saxatilis* a fait l'objet de plusieurs publications. PELSENEER (1926) pense que les femelles croissent plus vite que les mâles, ce qui explique qu'elles sont plus nombreuses parmi les grands individus. THORSON (1944) suggère que *Littorina saxatilis* peut vivre 6 ans. BERRY (1961) montre, dans l'estuaire de la Tamise, que la croissance semble être plus rapide aux niveaux supérieurs. Ainsi, il faudrait 10 mois aux jeunes individus inféodés dans le haut des rochers pour atteindre une hauteur de coquille h = 8 mm, alors que pour cette même durée, ceux du bas des rochers n'auraient qu'une hauteur de 7,2 mm. De plus, il ne faudrait que 6 à 7 semaines aux formes juvéniles, pour passer d'une taille de 0,75 mm à 3 mm.

GAILLARD (1965), après examen de plusieurs populations de *Littorina saxatilis*, d'un même secteur côtier, note un taux de croissance d'autant plus important que les animaux se localisent plus haut dans le domaine intertidal. Il remarque l'importance de la latitude et du cycle sexuel sur la croissance. Ainsi, il y a un ralentissement de la croissance lors de la maturité sexuelle et les populations septentrionales ont une croissance annuelle supérieure à celle des animaux des stations de climat plus méridional. Cet auteur note également l'influence de la saison sur la croissance qui est très importante en novembre-décembre et minimale en été; enfin, il affirme que la longévité est d'autant plus grande que les individus sont situés plus bas dans le domaine intertidal alors que la vitesse de croissance est d'autant plus élevée que les animaux sont localisés plus haut . *Littorina saxatilis* vivrait ainsi 10 ans dans la région de Dinard, 15 ans à Roscoff et 8 ans dans l'estuaire de la Rance ; cette détermination de la longévité étant faite par la technique du marquage.

Pour la population de *Littorina saxatilis* inféodée au niveau à *Pelvetia canaliculata* de Penvins, en mode semi-battu, nous avons pu déterminer l'équation de croissance de Von BERTALANFFY (Fig. 47 et 48) . La taille de première capture au temps $t' = 0$ est $h = 3,3$ mm. Sachant, d'après nos observations personnelles, que les jeunes sortent de la poche incubatrice de la femelle quand ils possèdent une coquille dont la hauteur est en moyenne de 0,45 mm, nous avons donc :

$$h_t = 18,6 \left[1 - e^{-0,05\,(t + 0,4)} \right]$$

Les valeurs de la hauteur de la coquille en fonction de l'âge peuvent être calculées (Tabl. 43).

Age	Hauteur (h) de la coquille en mm.
6 mois	5,0
1 an	8,4
1 an et demi	11,0
2 ans	13,0
2 ans et demi	14,4
3 ans	15,4
3 ans et demi	16,2
4 ans	16,8
4 ans et demi	17,2
5 ans	17,6

Tabl. 43 : Relation entre l'âge et la hauteur de la coquille (h) chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (mode semi-battu - niveau à *Pelvetia canaliculata*) .

Selon nos résultats, *Littorina saxatilis* peut donc vivre en moyenne 5 ans. Les jeunes deviennent adultes à 5 mois pour une hauteur de coquille h = 4mm. Les mâles ont une croissance moins rapide que les femelles ; les adultes ne sont matures qu'aux environs de 5 mois et demi quand leur coquille atteint une hauteur de 4,3 mm. Certains auteurs comme GAILLARD (1965) ont établi une longévité beaucoup plus importante de *Littorina saxatilis*, mais il semble que la disparité des résultats réside devant le fait que ces auteurs ont considéré que le taux de croissance était toujours stable tout au long de la vie alors que nous avons démontré qu'il diminuait considérablement avec l'âge.

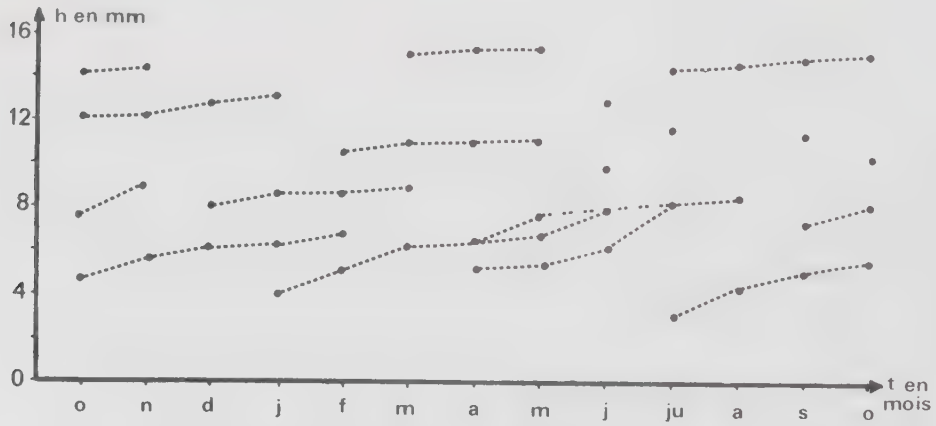


Fig. 47 - Progressions modales de la population de *Littorina saxatilis* (Olivi) (mode semi-battu - niveau à *Pelvetia canaliculata*) (du 15.10.70 au 21.10.71)

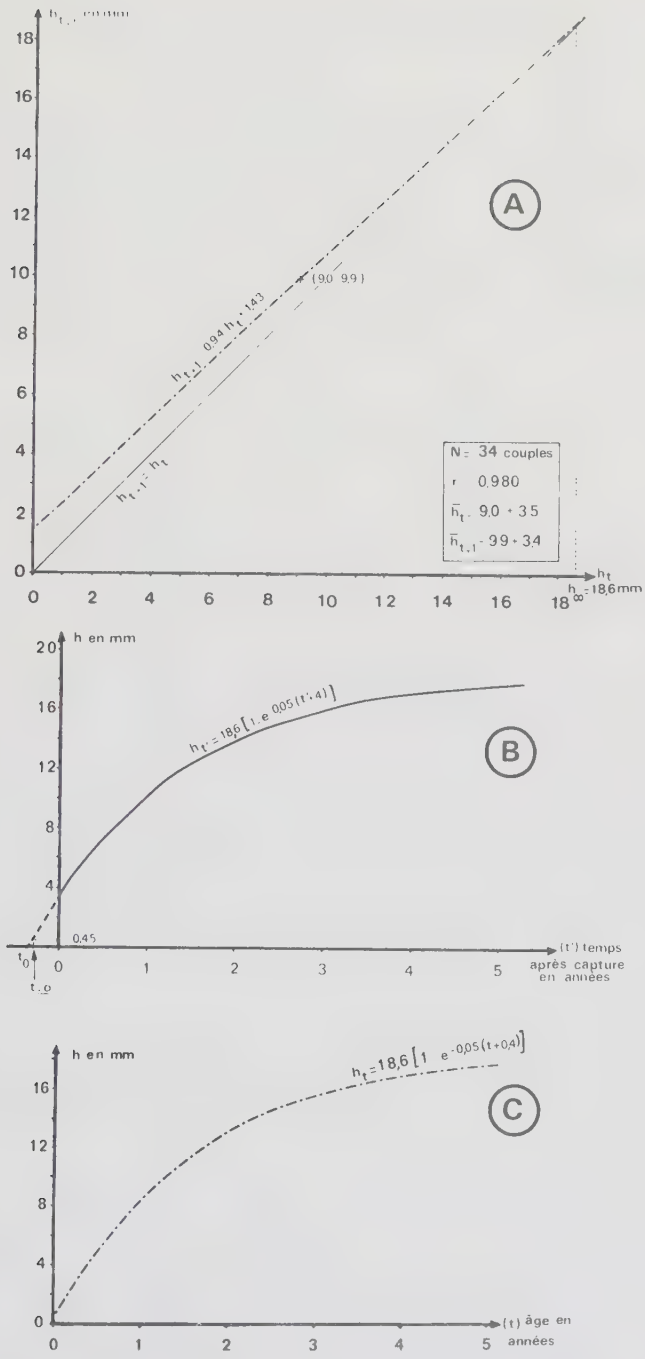


Fig. 48 - Estimation des constantes de croissance pour *Littorina saxatilis* (Olivi) (mode semi-battu - niveau à *Pelvetia canaliculata*).

A : Courbe de FORD-WALFORD $h_{t+1} = f\,(h_t)$;

B : Courbe de croissance théorique de la hauteur de la coquille en fonction du temps écoulé depuis la première capture ;

C : Courbe de croissance théorique de la hauteur de la coquille en fonction de l'âge.

4) Résultats chez *Littorina littorea* (L.)

La croissance et la longévité de cette espèce ont donné lieu à de nombreuses recherches. MOORE (1937) à Plymouth (Angleterre) a montré que la croissance est plus rapide chez la femelle que chez le mâle. La durée de vie serait au moins de 20 ans et la hauteur de la coquille serait de 14 mm à 6 mois, 17,4 mm à 1 an et demi, 22,4 mm à 2 ans et demi, 27,3 mm à 4 ans et demi.

SMITH et NEWELL (1955) à Whistable (Angleterre) trouvent une longévité moindre :

1ère année : $h < 12$ mm
2ème année : 13 mm $< h < 16$ mm.
3ème année : $h > 17$ mm.

Plus tard, WILLIAMS (1964) à Alberystwyth (Pays de Galles) pense que *Littorina littorea* vit 3 à 4 ans, et montre que la croissance de la coquille jusqu'à 3 mm est très rapide, de l'ordre de 1 à 2 mm par mois, ainsi :

1ère année : $h < 9$ mm.
2ème année : $9 < h < 14$ mm.
3ème année : $14 < h < 17,5$ mm.
4ème année : $h > 17,5$ mm.

COUSIN (1971) à Luc-sur-Mer (Calvados) enregistre des valeurs de la hauteur de la coquille proches de celles de SMITH et NEWELL, soit :

1ère année : $h < 9 - 10$ mm.
2ème année : $10 < h < 16$ mm.
3ème année : $h > 16$ mm.

A Penvins, nous n'avons pas trouvé de spécimen plus grand que 22 mm, alors que JEFFREYS (1865) a trouvé sur les côtes d'Angleterre des spécimens dont la hauteur de la coquille atteignait 31 mm.

A la suite de nos recherches sur la croissance de *Littorina littorea*, les individus les plus petits que nous avons capturés présentaient une hauteur de coquille $h = 3$ mm au temps $t' = 0$. D'après les travaux de THORSON (1946) et de SMITH et NEWELL (1955), on sait que les larves véligères de cette espèce quittent le plancton à 0,25 - 0,55 mm (moyenne 0,40 mm) de hauteur de coquille et tombent sur le fond où elles se fixent ($t = 0$).

L'équation de croissance de Von BERTALANFFY est donc :

$$\boxed{ht = 26,3 \left[1 - e^{-0,03\ (t\ +\ 0,9)} \right]} \quad \text{(Fig.49 et 50)}$$

Il est alors possible d'établir une relation entre l'âge et la hauteur de la coquille (Tabl. 44).

Age	Hauteur de la coquille en mm.
6 mois	4,8
1 an	8,4
1 an et demi	11,2
2 ans	13,6
2 ans et demi	15,9
3 ans	17,6
3 ans et demi	19,0
4 ans	20,1
4 ans et demi	21,1
5 ans	21,8

Tabl. 44 : Relation entre l'âge et la hauteur de la coquille (h) chez *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus spiralis*).

Ainsi, *Littorina littorea* à Penvins, peut vivre comme la précédente environ 5 ans. Les jeunes deviennent des adultes immatures quand ils ont atteint une hauteur de coquille voisine de 10,4 mm pour les mâles (soit à 15 mois environ) et de 9,1 mm pour les femelles (soit 13 mois environ). Enfin les adultes deviennent matures et reproducteurs vers 18 mois quand leur coquille a une hauteur voisine de 11,4 mm chez le mâle et 10,6 mm chez la femelle.

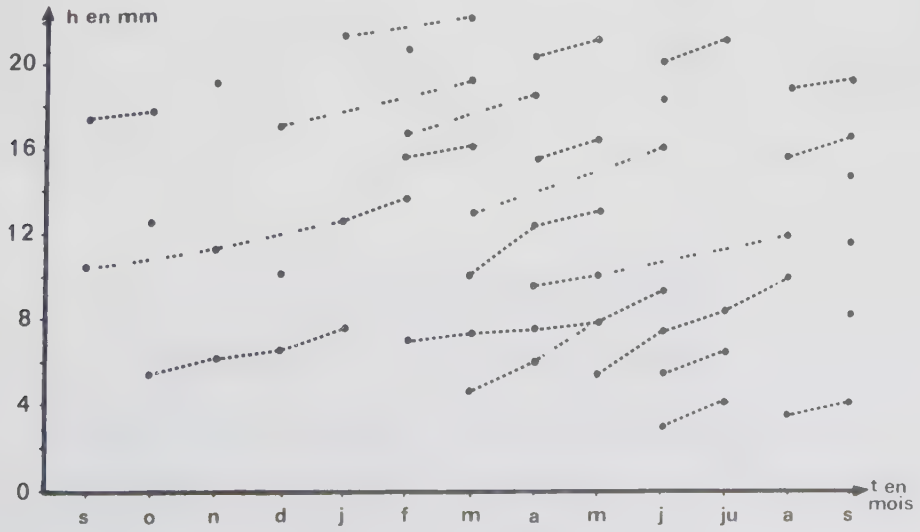


Fig. 49 - Progressions modales de la population de *Littorina littorea* (L.)
(mode semi-battu - niveau à *Fucus spiralis*)
(du 17.9.70 au 20.9.71)

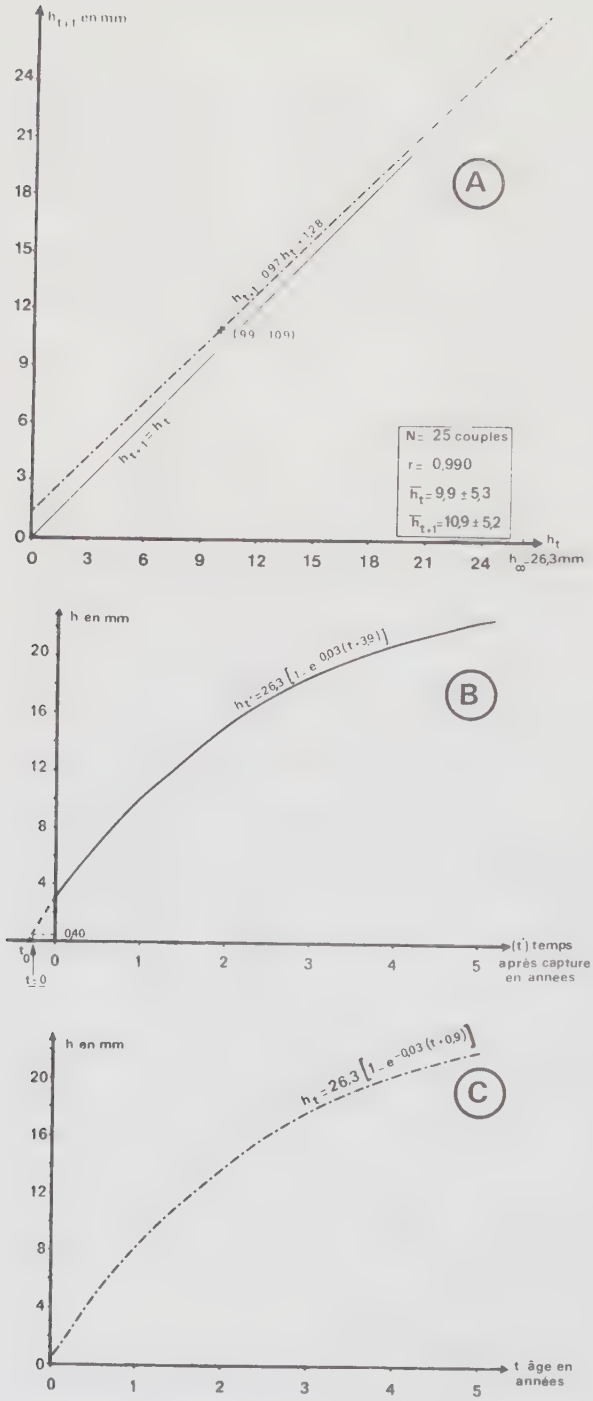


Fig. 50 - Estimation des constantes de croissance pour *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus spiralis*).

A : Courbe de FORD-WALFORD $h_{t+1} = f\,(h_t)$;

B : Courbe de croissance théorique de la hauteur de la coquille en fonction du temps écoulé depuis la première capture ;

C : Courbe de croissance théorique de la hauteur de la coquille en fonction de l'âge.

5) Résultats chez *Littorina littoralis* (L.)

Très peu de travaux sont consacrés à la croissance de cette espèce et à sa longévité. Rappelons cependant les recherches de PELSENEER (1925) qui ont montré que les jeunes deviennent adultes quand leur coquille atteint une hauteur de 8 mm et que les mâles ont une longévité moins importante que les femelles.

A Penvins, pour la population de *Littorina littoralis* inféodée au niveau *Fucus vesiculosus* - *Ascophyllum nodosum*, nous n'avons pu capturer que les jeunes qui avaient au moins une hauteur de coquille égale à 2,5 mm (t' = 0). Ayant constaté que les jeunes qui quittaient les pontes déposées sur les Fucacées ont en moyenne une taille de 0,50 mm, il a été possible d'établir l'équation de croissance (Fig. 51 et 52).

$$h_t = 18,7 \left[1 - e^{-0,04\,(t+1)} \right]$$

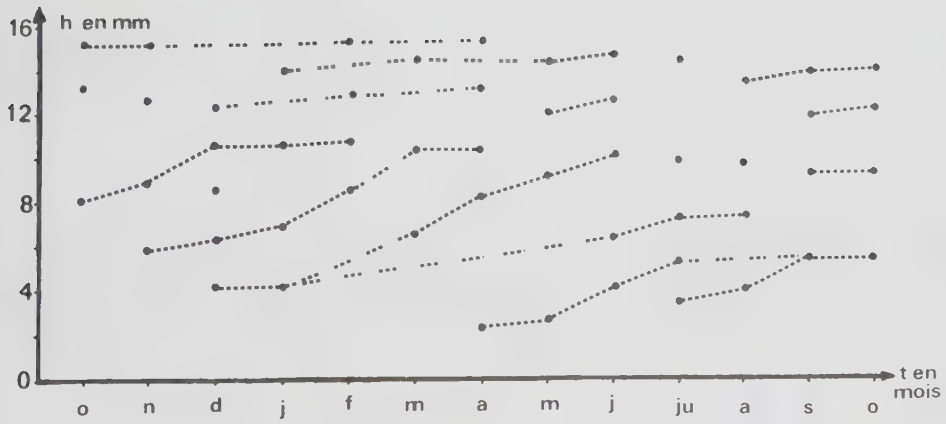


Fig. 51 - Progressions modales de la population de *Littorina littoralis* (L.)
(mode semi-battu - niveau à *Fucus vesiculosus*)
(du 15.10.70 au 21.10.71)

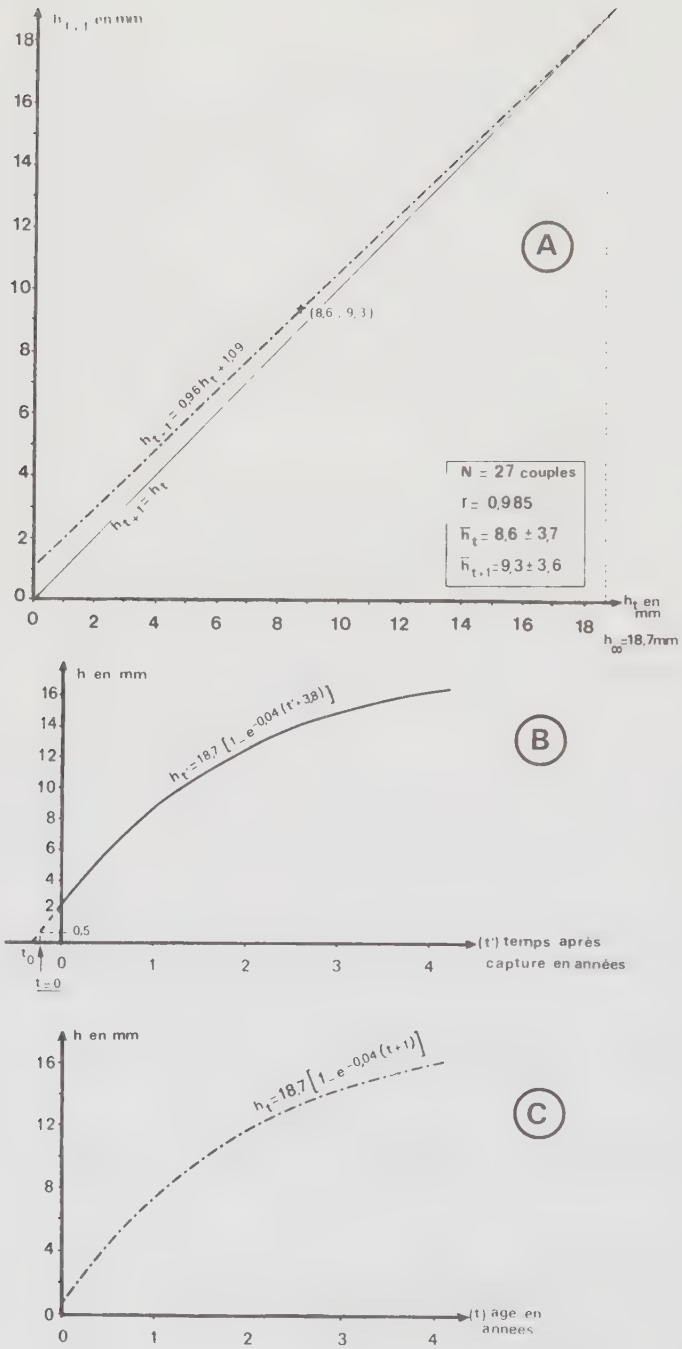


Fig. 52 - Estimation des constantes de croissance pour *Littorina littoralis* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus vesiculosus*).

A : Courbe de FORD-WALFORD $h_{t+1} = f(h_t)$;

B : Courbe de croissance théorique de la hauteur de la coquille en fonction du temps écoulé depuis la première capture ;

C : Courbe de croissance théorique de la hauteur de la coquille en fonction de l'âge.

Les valeurs de la hauteur de la coquille peuvent être calculées en fonction de l'âge (Tabl. 45).

Age	Hauteur (h) de la coquille en mm.
6 mois	4,4
1 an	7,5
1 an et demi	9,8
2 ans	11,7
2 ans et demi	13,2
3 ans	14,3
3 ans et demi	15,2
4 ans	16,0

Tabl. 45 : Relation entre l'âge et la hauteur de la coquille (h) chez *Littorina littoralis* (L.) (mode semi-battu - niveau à *Fucus vesiculosus-Ascophyllum nodosum*).

Littorina littoralis inféodé au niveau *Fucus vesiculosus - Ascophyllum nodosum* de la pointe rocheuse de Penvins a donc une longévité de 4 ans environ. Les individus deviennent adultes à 6 mois, lorsqu'ils ont une hauteur de coquille voisine de 5 mm. Selon les résultats obtenus au cours de nos recherches sur la croissance relative, on peut penser que les femelles se différencient sexuellement avant les mâles (♀ : 6 mois - h = 5,0 mm ; ♂ : 8 mois - h = 5,6 mm.). Les mâles deviennent matures vers 1 an et 4 mois (h = 8,9 mm.) tandis que les femelles, plus précoces, sont capables de se reproduire vers 1 an (h = 7,2mm.)

6) Comparaison de la croissance et de la longévité des Littorines étudiées :

Si l'on essaie de comparer les croissances absolues des différentes Littorines (Tabl. 46) , on remarque que les espèces inféodées aux niveaux supérieurs de la zone intertidale (*Littorina neritoides* et *Littorina saxatilis*) ont des valeurs de K supérieures à celles des espèces vivant à des niveaux plus

bas (*Littorina littorea* et *Littorina littoralis*) . Ainsi, il semble exister une corrélation entre la vitesse de croissance et le niveau cotidal, ce qui confirme les résultats de GAILLARD (1965).

Espèces	h^{∞} en mm.	K	Longévité en années
Littorina neritoides	7,6	0,05	3
Littorina saxatilis	18,6	0,05	5
Littorina littorea	26,3	0,03	5
Littorina littoralis	18,7	0,04	4

Tabl. 46 : Principaux paramètres de la croissance des Littorines étudiées, en mode semi-battu.

De plus, la courte longévité de *Littorina neritoides* permet d'isoler cette espèce des autres et de la considérer peut-être comme une espèce terrestre ou sub-terrestre (Fig. 53).

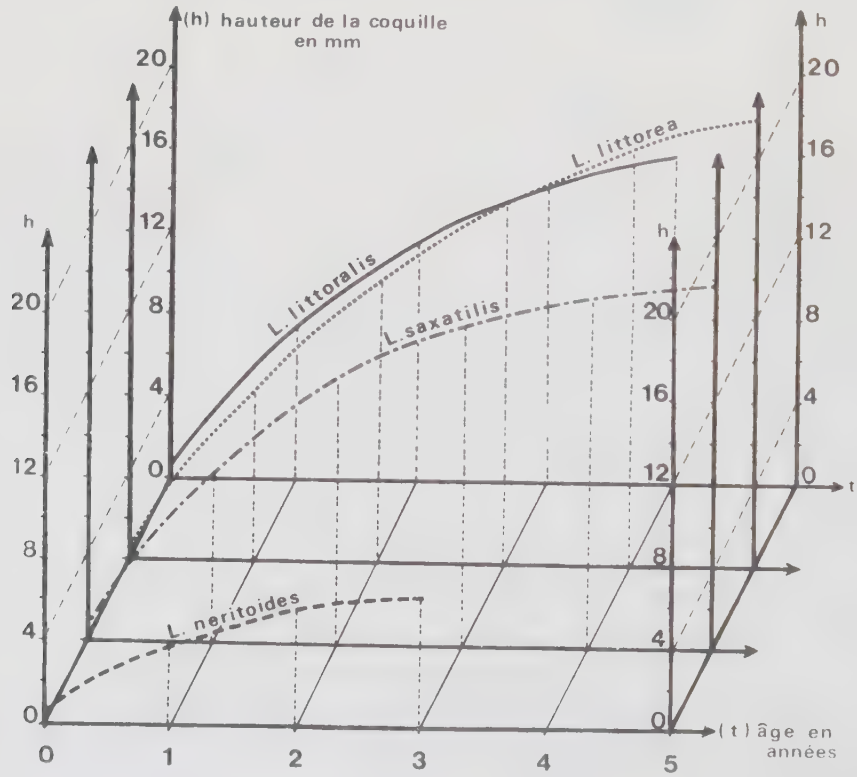


Fig. 53 - Croissance et longévité chez les Littorines à Penvins (Morbihan) en mode semi-battu.

CONCLUSION

A la suite de cette étude biométrique de la croissance des Littorines de la région de Penvins (Morbihan) plusieurs faits essentiels peuvent être dégagés :

-- L'existence d'une très bonne corrélation entre la hauteur de la coquille et le diamètre de l'ouverture du péristome.

-- La possibilité de différencier chez les quatre espèces, les divers stades de maturité sexuelle et le sexe, à partir de critères morphométriques simples.

-- La croissance relative de la hauteur de la coquille par rapport au diamètre de l'ouverture du péristome est différente chez les jeunes et chez les adultes pour les espèces ovipares (*Littorina neritoides*, *Littorina littorea*, *Littorina littoralis*) alors qu'elle ne l'est pas chez *Littorina saxatilis* qui est vivipare.

-- *Littorina neritoides*, espèce sub-terrestre, ne présente pas de dimorphisme sexuel au niveau de la taille, tandis que les autres espèces médio-littorales montrent toujours une différence de croissance relative très nette entre mâles et femelles , les femelles se différenciant sexuellement toujours avant les mâles.

-- La croissance absolue est beaucoup plus importante chez les espèces inféodées aux niveaux supérieurs de la zone intertidale (*Littorina neritoides* et *Littorina saxatilis*) que chez les espèces qui vivent plus bas (*Littorina littorea* et *Littorina littoralis*).

-- Par contre, la longévité est nettement moins importante chez *Littorina neritoides*, espèce supra-littorale que chez les autres Littorines.

La méthode que nous avons utilisée pour déterminer la croissance linéaire absolue et la longévité des diverses espèces est une technique relativement précise et facilement utilisable chez les Mollusques Gastéropodes Prosobranches et Pulmonés. De plus, on peut très bien l'appliquer uniquement à un sexe donné, ou encore pour une saison donnée.

Cette étude biométrique nous a permis de caractériser l'évolution moyenne de nos populations de Littorines inféodées à la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan). L'allure moyenne intègre l'ensemble des variations individuelles, les unes continues liées aux genomes de l'individu, les autres pouvant être temporaires, tels que : le transport accidentel qui peut être favorable ou défavorable

pendant quelque temps, la distribution compétitive liée à la densité de population, la maturité sexuelle plus ou moins différenciée, les variations saisonnières globales et le parasitisme. Nous insistons sur ce dernier point, car ORRHAGE (1969) chez *Littorina littorea* (L.) et ROTHSCHILD (1941) chez *Hydrobia ulvaea* (Pennant) ont montré que le parasitisme favorise la croissance. Il est bien évident que les Littorines renferment souvent des cercaires de Trématodes comme divers auteurs l'ont montré. Nous ne pensons pas que ce phénomène amène une distorsion importante dans l'étude que nous avons conduite car le taux de parasitisme de nos sujets est très faible (environ 2 à 3 %) (1).

Enfin, cette étude biométrique de la croissance et ces recherches sur la longévité des différentes Littorines sont d'un intérêt capital pour la suite de nos recherches, aussi bien dans le domaine écologique que dans celui de l'écophysiologie.

---

(1) Nous remercions Monsieur B. SELLIN, chercheur O.R.S.T.O.M., qui a bien voulu examiner plusieurs individus des populations de Littorines étudiées et nous communiquer les techniques à utiliser.

Chapitre IV

BIOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT ET ÉVOLUTION DÉMOGRAPHIQUE.

Après avoir étudié la répartition des Mollusques intertidaux et,en particulier,des *Littorinidae* de la pointe rocheuse de Penvins, il nous est paru indispensable d'effectuer une étude plus approfondie de l'écologie de quatre espèces de Littorines : *Littorina neritoides* (L.), *Littorina saxatilis* (Olivi), *Littorina littorea* (L.) et *Littorina littoralis* (L.). Nous aborderons en particulier plusieurs problèmes de leur auto-écologie, et de leur dynamique de populations .

A - PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES BIOTOPES DES *LITTORINIDAE*.

1) Situation, profil et revêtement végétal.

Pour cette étude écologique, un transect est effectué, en mode semi-battu, selon la direction est-ouest, depuis le pied des ruines du château de la Grique jusqu'à l'horizon supérieur du *Fucus serratus* (Fig. 54). Ce mode a été choisi volontairement car les conditions hydrodynamiques y sont moyennes et, faune et flore possèdent à la fois des caractères de mode battu et de mode abrité.

Le profil, à pente générale moyenne, présente une forte dénivellation à la limite des étages supra-littoral et médio-littoral d'une part, et au niveau de la mi-marée d'autre part.

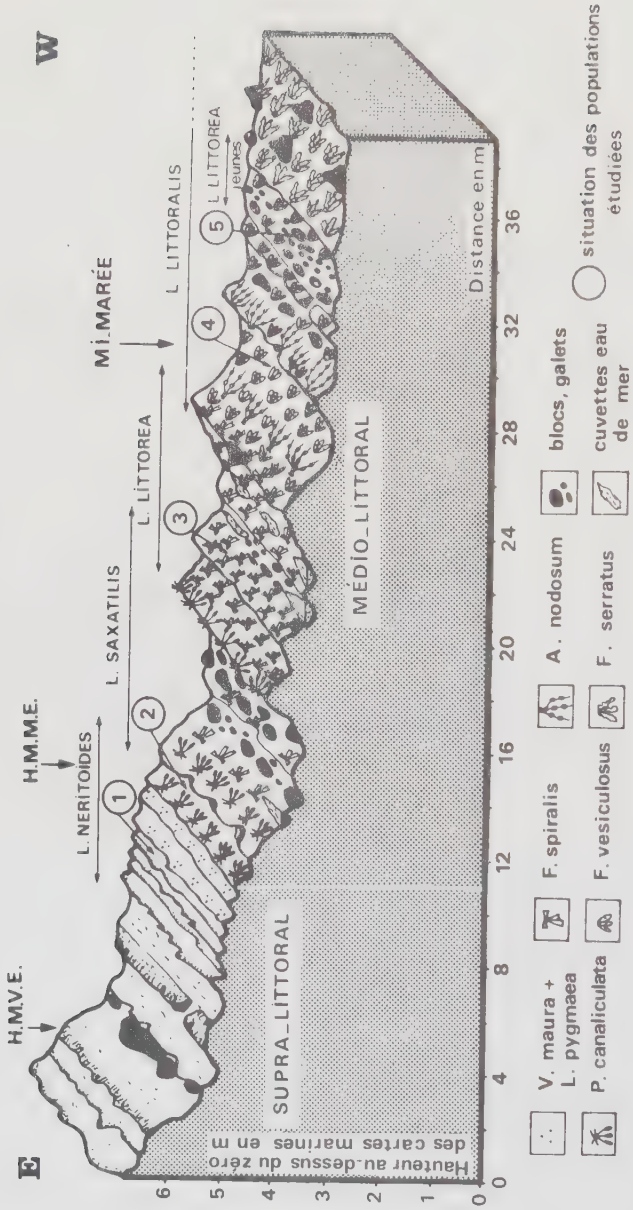


Fig. 54 - Bloc diagramme du transect étudié pour l'écologie des *Littorinidae* (mode semi-battu).

Les différentes ceintures de Lichens sont discontinues, mais bien visibles dans les hauts niveaux ; le revêtement algal, homogène, est particulièrement dense dans les horizons à *Fucus vesiculosus* et *Fucus serratus*. Des blocs isolés, des cailloux, galets et graviers se trouvent parmi le *Fucus spiralis* et le *Fucus serratus* . Dans les cuvettes creusées dans le rocher et contenant de l'eau de mer à marée basse, se trouvent certaines algues Chlorophycées *Enteromorpha sp.*, *Codium dichotomum* et des Rhodophycées encroûtantes : *Corallina officinalis*, *Lithophyllum incrustans*.

2) Répartition verticale des Littorines.

Selon l'étude précédente, les diverses espèces de Littorines présentent une zonation très nette. Dans le transect étudié, nous trouvons de haut en bas du rocher : *Littorina neritoides*, *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* (Fig. 54). L'espèce supra-littorale *Littorina neritoides* se trouve dans les fissures, les anfractuosités du rocher, depuis les Lichens noirs jusqu'au niveau du *Pelvetia canaliculata* (soit 4,75 m à 5 m au-dessus du zéro des cartes marines). *Littorina saxatilis* vit dans les failles, les cuvettes ou sur le rocher parmi *Pelvetia canaliculata* et *Fucus spiralis* (soit 4,10 m à 4,75 m). Le bigorneau comestible *Littorina littorea* se situe, soit sous les blocs et galets, soit sur le rocher parmi le *Fucus spiralis* (soit 3,50 m à 4,25 m). La dernière espèce, *Littorina littoralis*, est inféodée au *Fucus vesiculosus*, à *Ascophyllum nodosum* et au *Fucus serratus*, parmi lesquels elle s'abrite et trouve son biotope préférentiel (soit 2,15 m à 3,50 m).

Enfin, il faut noter qu'à la station 5, au niveau à *Fucus vesiculosus* (soit 2,85 m à 3,10 m) se trouve une population importante de *Littorina littorea*, formée essentiellement de jeunes individus.

3) Durées d'émersion et d'immersion des Littorines.

Les durées d'émersion et d'immersion dépendent avant tout du niveau cotidal. Cependant, elles peuvent être plus ou moins modifiées par le vent qui augmente la durée de l'une des phases en diminuant celle de l'autre suivant qu'il souffle ou non dans le même sens que la marée.

Il est possible d'établir un tableau donnant les valeurs moyennes des durées d'émersion et d'immersion pour chaque espèce de Littorines (Tabl. 47).

Espèces	Durée de l'émersion	Durée de l'immersion
Littorina neritoides	10 h 10mn	2 h 15mn
Littorina saxatilis	8 h 45mn	3 h 45mn
Littorina littorea	7 h 15mn	5 h 15mn
Littorina littoralis	5 h 15mn	7 h 15mn

Tabl. 47 : Durées moyennes de l'émersion et de l'immersion des Littorines pour une marée de coefficient 90 (mode semi-battu).

Littorina neritoides n'est immergé qu'au cours des marées de vive eau qui surviennent 2 fois par mois et durant un temps restreint. Quant aux trois autres espèces, elles sont recouvertes par l'eau de mer à chaque marée haute,quel que soit le coefficient de marée, mais présentent des variations importantes de leurs durées d'émersion et d'immersion.

4) Température et humidité au niveau des habitats de chaque espèce de Littorines.

Ces deux facteurs étant intimement liés d'une part, et relativement faciles à mesurer d'autre part, il a été possible d'étudier leur évolution au cours de la marée et au niveau de chaque biotope préférentiel des Littorines. Ces expériences ont été effectuées plusieurs fois, au cours des diverses saisons de l'année. La température a été mesurée grâce à des sondes thermiques (1) qui permettent d'enregistrer simultanément la température dans douze endroits différents. De plus, il est possible d'introduire ces sondes directement dans les micro-grottes et failles du rocher (Pl. VI, 1).

Les diverses valeurs de l'humidité ont été obtenues grâce aux utilisations de plusieurs thermo-hygrographes enregistreurs, d'un psychromètre et d'un "humiditest" portatif (Pl. VI, 2, 3).

(1) Sondes thermiques : type "télé-thermomètre YSI " de la Yellow Springs Instrument Co.

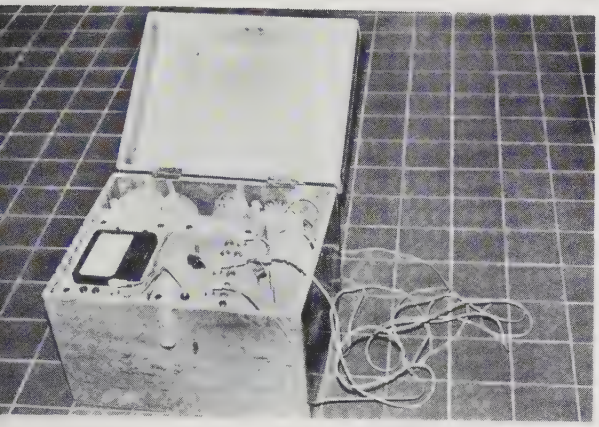


Photo 1 : Sondes thermiques, type "Télé-thermomètre YSI "

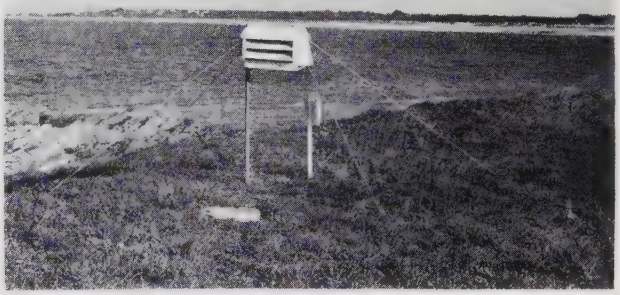


Photo 2 : Abri météorologique contenant un thermo-hygrographe type " Jules Richard " .

Photo 3 : Mise en place des divers appareils enregistreurs.

a) Habitat de *Littorina neritoides*.

Au niveau de l'habitat de *Littorina neritoides*, la température présente des variations importantes surtout en été (14,5° C) et en automne (8,0° C), tandis que l'humidité montre les plus grands écarts au printemps et en été où elle peut descendre jusqu'à une valeur de 71 % (Fig. 55). Bien que *Littorina neritoides*, espèce supra-littorale ne soit totalement immergée que lors des marées de vive eau, son habitat présente un micro-climat dont les valeurs extrêmes de température et d'humidité sont plus faibles que celles du milieu ambiant. Enfin, le vent et l'insolation accentuent souvent les variations thermiques et la dessication du milieu.

b) Habitat de *Littorina saxatilis*.

La température au niveau de l'habitat de *Littorina saxatilis* présente des écarts thermiques beaucoup moins importants que celle du biotope de l'espèce précédente, cela résulte certainement du fait que l'endroit est immergé à chaque marée, durant plusieurs heures et que *Pelvetia canaliculata* retient une certaine humidité (Fig. 56).

Par contre, l'humidité montre des fluctuations importantes, surtout en été où elle peut atteindre un minimum de 52 %. Ce phénomène peut s'expliquer par le fait que lors de la saison estivale, *Pelvetia canaliculata* et le rocher subissent une dessication intense due à l'ensoleillement, et que les individus de *Littorina saxatilis*, surtout adultes, fixés au substratum, ne peuvent pas se réfugier à l'intérieur des petites cavités creusées dans le rocher, là où règne un micro-climat humide, comme c'est le cas de l'habitat de *Littorina neritoides*.

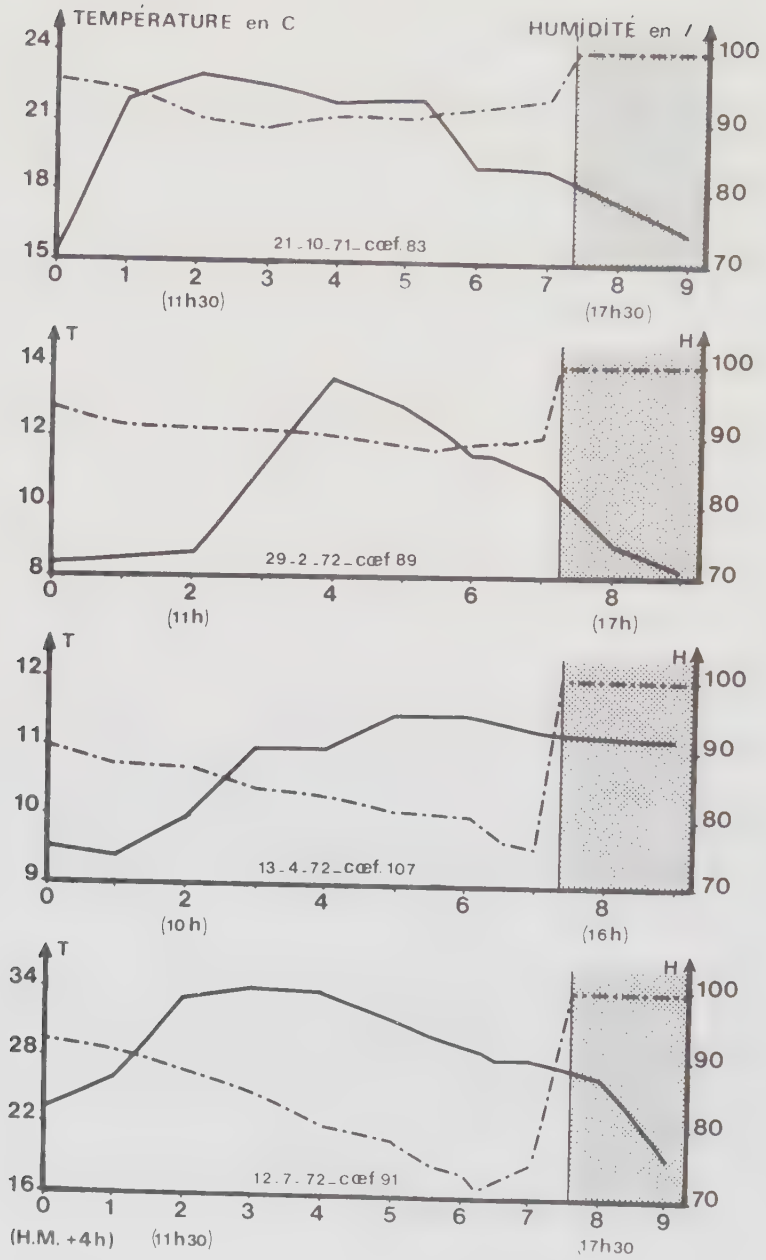


Fig. 55 - Variations de la température et de l'humidité au niveau de l'habitat de *Littorina neritoides* (L.) (niveau inférieur des Lichens - mode semi-battu) en fonction des saisons.
(les heures légales figurent entre parenthèses; le grisé correspond à la phase d'immersion).

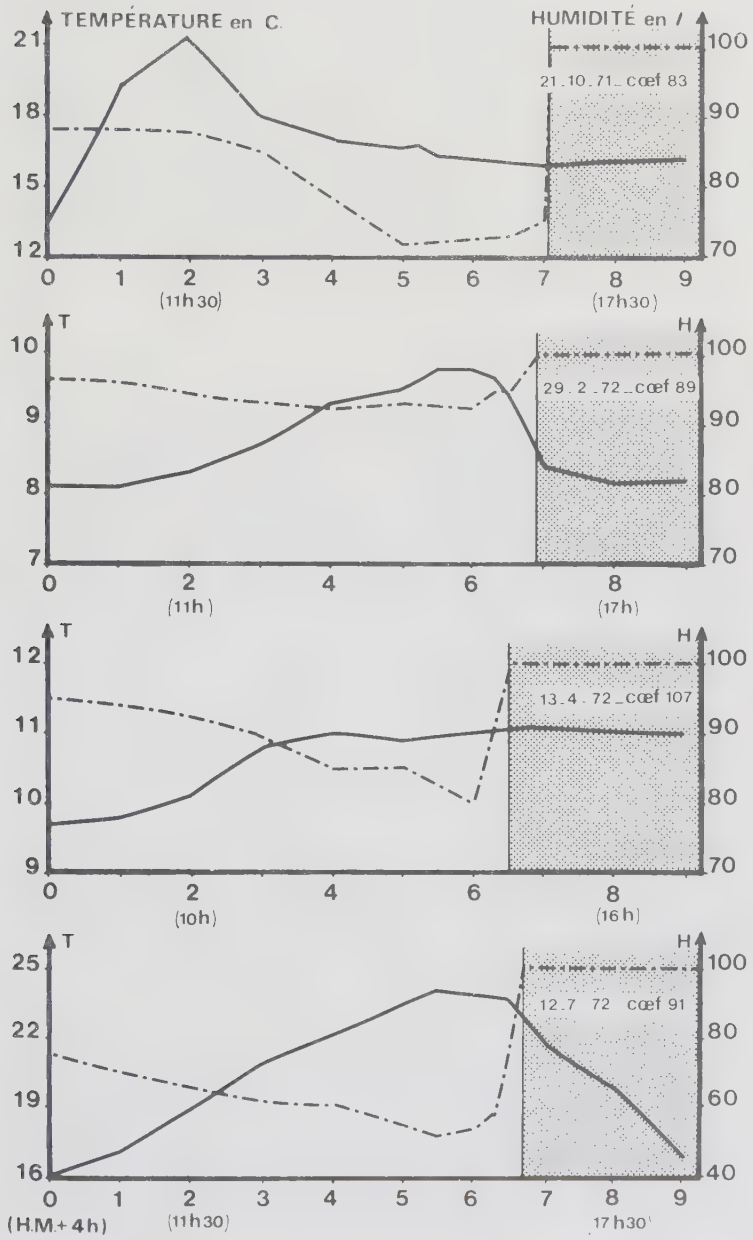


Fig. 56 - Variations de la température et de l'humidité au niveau de l'habitat de *Littorina saxatilis* (Olivi) (*Pelvetia canaliculata* - mode semi-battu) en fonction des saisons.
(les heures légales figurent entre parenthèses ; le grisé correspond à la phase d'immersion).

c) Habitat de *Littorina littorea*.

Les caractéristiques de la température et de l'humidité concernant l'habitat de *Littorina littorea* sont très proches de celles enregistrées pour le biotope de *Littorina saxatilis*, ceci étant surtout dû au revêtement algal assez dense (Fig. 57). La dessication, lors de la saison estivale est beaucoup moins importante qu'aux niveaux supérieurs. De plus, *Littorina littorea* vit, à marée basse, sous les blocs et les galets, là où règne un micro-climat favorable à sa survie.

d) Habitat de *Littorina littoralis*.

Cette espèce, vivant parmi le *Fucus vesiculosus* et les quelques touffes d'*Ascophyllum nodosum*, présente un habitat où la température montre des variations relativement faibles, sauf en été où elles atteignent une amplitude voisine de 7° C (Fig. 58). Le taux d'humidité reste proche de celui de la saturation (entre 90 et 100 %) en automne et en hiver ; par contre, il peut présenter un minimum de 70 à 74 % au printemps et en été.

°
° °

A la suite de cette étude, connaissant la température et l'humidité aux niveaux des habitats des différentes espèces de Littorines, il est possible de dresser un tableau récapitulatif (Tabl. 48) montrant l'importance des variations de ces deux paramètres abiotiques. Les plus grands écarts de température

Espèces	Variations de température en °C				Variations d'humidité en %			
	P	E	A	H	P	E	A	H
Littorina neritoides	2,1	14,5	8,0	5,3	25	29	11	12
Littorina saxatilis	1,5	9,0	8,0	1,7	20	48	28	8
Littorina littorea	2,0	9,8	1,6	1,3	20	26	26	14
Littorina littoralis	1,8	6,6	3,2	2,0	26	29	8	10

Tabl. 48 : Importance des variations moyennes de température et d'humidité au niveau des habitats des diverses espèces de Littorines, en fonction de la saison (mode semi-battu, année 1972).
P : printemps ; E : été ; A : automne ; H : hiver.

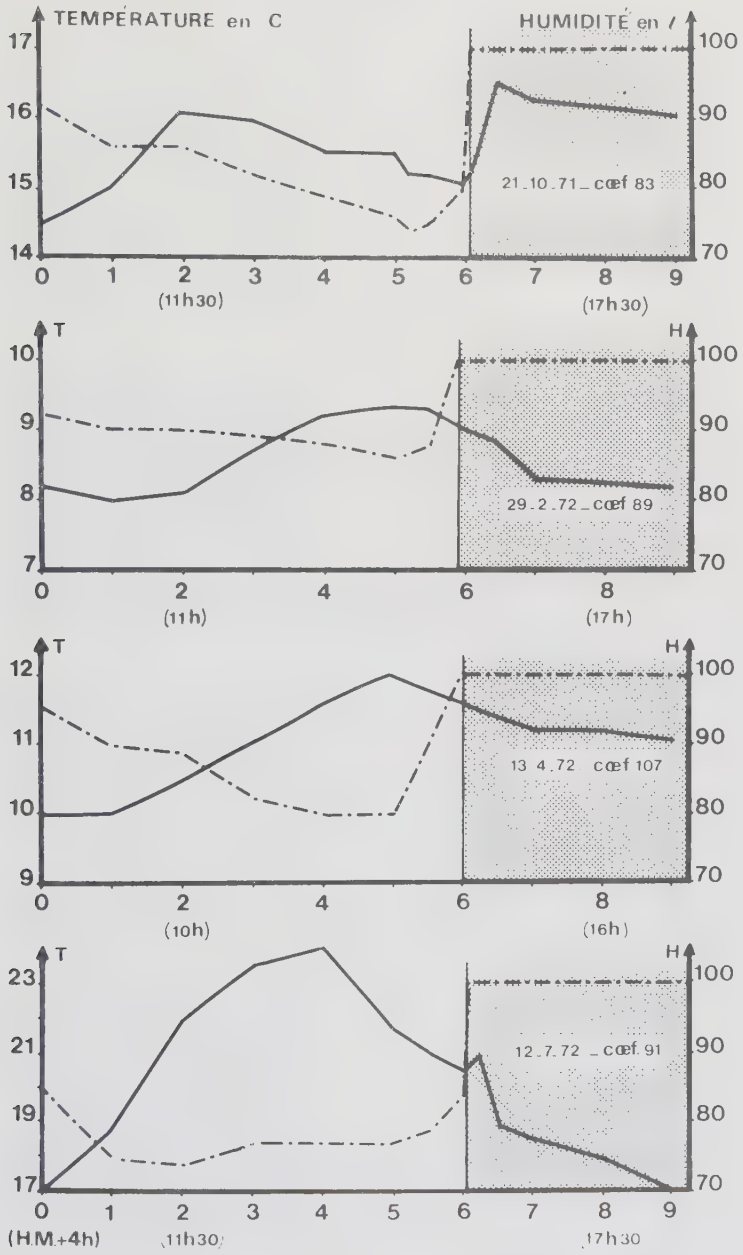


Fig. 57 - Variations de la température et de l'humidité au niveau de l'habitat de *Littorina littorea* (L.) (*Fucus spiralis* - mode semi-battu) en fonction des saisons.
(les heures légales figurent entre parenthèses ; le grisé correspond à la phase d'immersion).

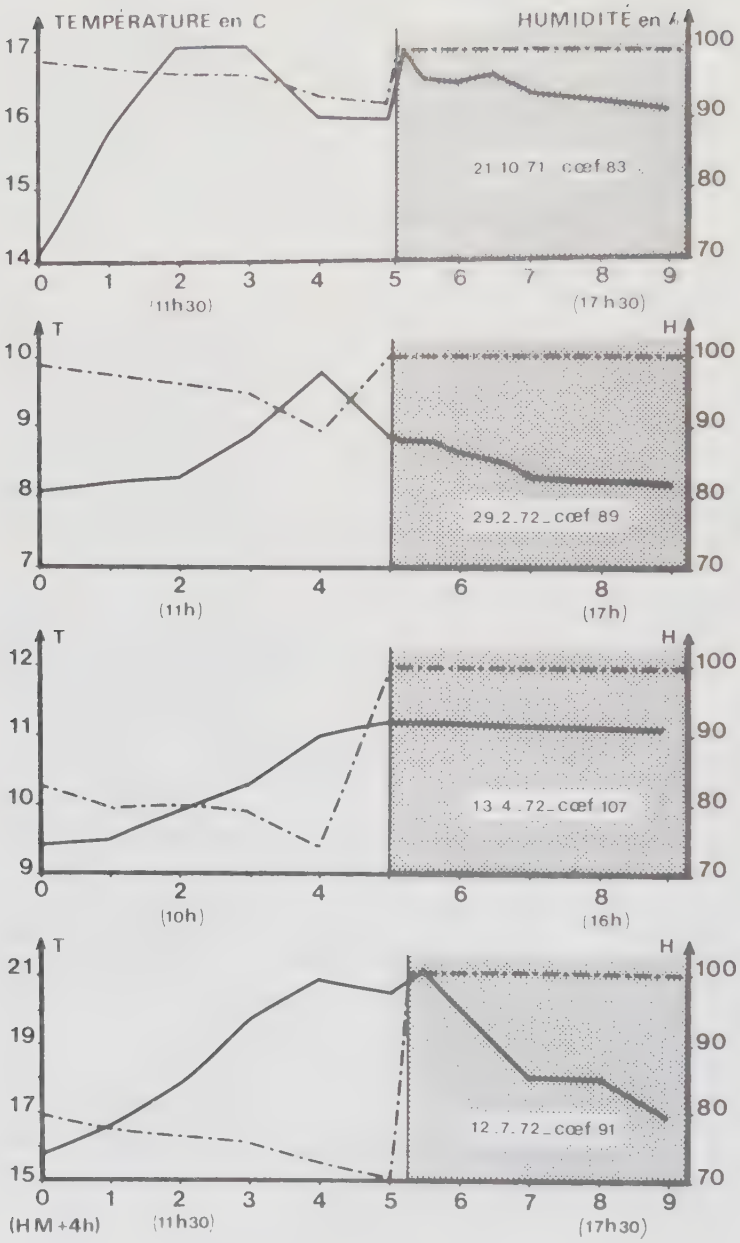


Fig. 58 - Variations de la température et de l'humidité au niveau de l'habitat de *Littorina littoralis* (L.) (*Fucus vesiculosus* - mode semi-battu) en fonction des saisons).
(les heures légales figurent entre parenthèses ; le grisé correspond à la phase d'immersion).

sont observés chez *Littorina neritoides*. En ce qui concerne l'humidité, les variations sont relativement importantes quelle que soit l'espèce considérée, sauf en hiver où elles deviennent alors très faibles.

Mis à part, le cas de *Littorina neritoides*, espèce supra-littorale qui n'est totalement immergée que lors de marées de vive eau, les diverses Littorines, au cours de leur immersion vivent dans le même milieu : l'eau de mer . Pendant l'exondation, les caractéristiques des habitats de chaque espèce vont se différencier créant ainsi des micro-climats spécifiques. Du haut du rocher vers la mer, la température ambiante augmente ou diminue selon la saison, tandis que le taux d'humidité relative s'accroît uniquement. Cependant, au niveau de chaque habitat étudié, l'influence de ces facteurs climatiques ambiants est atténuée ou même masquée par la nature même du biotope (algal ou lithal), si bien qu'on ne peut pas affirmer qu'il existe réellement tel ou tel gradient thermique ou hygrométrique en ce qui concerne les biotopes des Littorines (Tabl.49) (Pl. VII) .

Habitat de l'espèce	Automne		Hiver		Printemps		Eté	
	H en %	T en °C	H en %	T en °C	H en %	T en °C	H en %	T en °C
Littorina neritoides	89	23,0	88	13,6	75	11,5	71	34,1
Littorina saxatilis	72	21,1	92	9,8	80	11,0	52	24,0
Littorina littorea	74	16,0	86	9,2	80	12,0	74	24,0
Littorina littoralis	92	17,0	89	9,7	74	11,2	71	21,0

Tabl. 49 : Valeurs moyennes de la température maximale et de l'humidité maximale obtenues simultanément au niveau des habitats des diverses espèces de Littorines, selon les saisons et en mode semi-battu.

5) Rôle "isolateur" des algues, des blocs et des galets.

Les Littorines étudiées peuvent être réparties en trois catégories : les espèces lithales (*Littorina neritoides*, *Littorina saxatilis*), les algales (*Littorina littoralis*) et les mixtes (*Littorina littorea*). Il a paru intéressant de rechercher le rôle que jouent les algues, les blocs et les galets vis à vis des espèces considérées. Pour cela, nous avons étudié à marée basse l'habitat du bigorneau comestible *Littorina littorea*, espèce mixte qui vit aussi bien sous les blocs et galets que parmi le *Fucus spiralis*. Afin d'évaluer l'importance de

la nature du biotope algal ou lithal sur la température de l'habitat, des enregistrements de ce paramètre ont été effectués dessus et dessous les blocs et les galets d'une part, et sous *Fucus spiralis* d'autre part (Fig. 59).

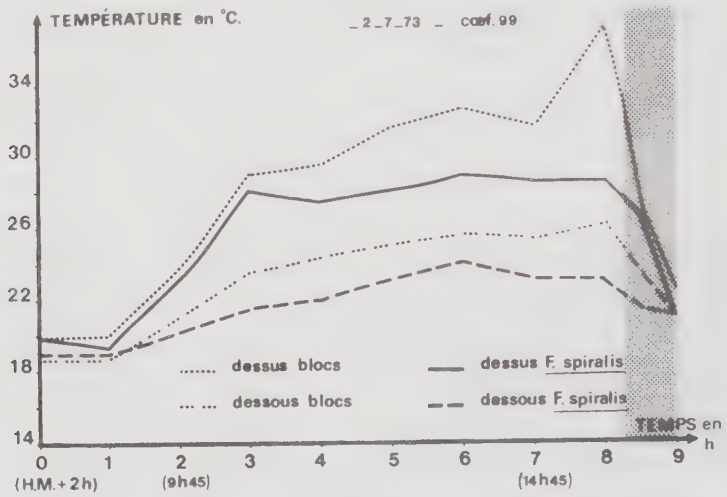


Fig. 59 - Quelques valeurs de températures enregistrées au niveau de l'habitat de *Littorina littorea* (L.) (*Fucus spiralis* - mode semi-battu).
(les heures légales figurent entre parenthèses ; le grisé correspond à la phase d'immersion).

Les milieux algal et lithal jouent un rôle de"tampon thermique" très important. Ils permettent, selon la saison, de maintenir une température bien inférieure ou supérieure à celle du milieu ambiant. Ainsi, en été, à marée basse, l'écart thermique entre la température enregistrée au-dessus du *Fucus spiralis* et celle du dessous est voisin de 5° C ; la différence thermique entre le dessus et le dessous des blocs et galets peut atteindre une valeur de 10,5° C. De plus, algues et galets permettent de conserver un taux d'humidité supérieur à celui du milieu ambiant. Donc, nous pouvons affirmer qu'ils jouent le rôle de "tampon" ou"d'isolateur hygro-thermique", ce qui permet la survie des diverses espèces de Littorines lors de leur exondation. EDNEY (1957) a également étudié le rôle que jouent les galets pour l'écologie du Crustacé Isopode intertidal *Ligia oceanica* L..

Photo 1 : Appareils enregistreurs placés au niveau des habitats de chaque espèce de Littorines.

Photo 2 : Réseau de sondes thermiques installées pour l'étude des cuvettes intertidales.

6) Etude des cuvettes intertidales.

A marée basse, il est fréquent d'observer des cuvettes creusées dans le rocher, à différents niveaux et contenant de l'eau de mer. Ces dépressions renferment une flore algale représentée surtout par des Chlorophycées et des Rhodophycées encroûtantes déjà décrites antérieurement.

Dans les hauts niveaux de la zone intertidale (zone des Lichens -*Pelvetia canaliculata*), les cuvettes sont souvent encaissées dans des failles du rocher, plus ou moins à l'abri de la lumière et pauvres en flore et faune ; par contre, celles qui se trouvent aux niveaux moyens et inférieurs sont bien exposées à la lumière et riches en organismes vivants . L'eau de mer qui séjourne dans ces cuvettes, à marée basse, va donc, selon le niveau cotidal, être plus ou moins soumise aux conditions du milieu ambiant (BENARD, 1965).

Etant dans l'impossibilité d'aborder l'étude des cuvettes situées à tous les niveaux, nous avons volontairement réduit nos recherches à celles situées aux horizons à *Pelvetia canaliculata* et *Fucus spiralis*, et qui renferment, pour les premières, des individus de *Littorina saxatilis* et pour les secondes, des bigorneaux comestibles *Littorina littorea*.

Si l'on compare la température de l'eau de mer de ces cuvettes avec celle du milieu algal environnant, on note qu'au niveau à *Pelvetia canaliculata*, quelle que soit la saison, la température de l'eau est toujours nettement inférieure à celle qui règne au sein des algues ; par contre, au niveau à *Fucus spiralis*, le phénomène inverse se produit (Fig. 60 et 61), cela étant probablement en relation étroite avec l'éclairement. Durant les quatre premières heures de leur exondation, cuvette et milieu algal,situés au même niveau cotidal, possèdent la même température, puis l'écart thermique entre les deux va s'accentuer pour devenir maximal juste avant que la marée montante les atteigne.

Le taux d'oxygène dissous dans l'eau de mer qui séjourne dans ces cuvettes, reste toujours voisin de celui de la saturation quelle que soit la saison. Au cours de la période estivale, par suite d'une évaporation intensive causée par l'ensoleillement et le vent, il peut se produire un phénomène de "sursalure" de cette eau de mer dont la salinité atteint alors une valeur proche de 36 ‰. Il est possible également de constater quelquefois une "dessalure" (32 ‰) due à la pluviosité abondante.

Les cuvettes intertidales représentent donc des micro-milieux à salinité variable, et par conséquent, les individus de *Littorina saxatilis* ou de

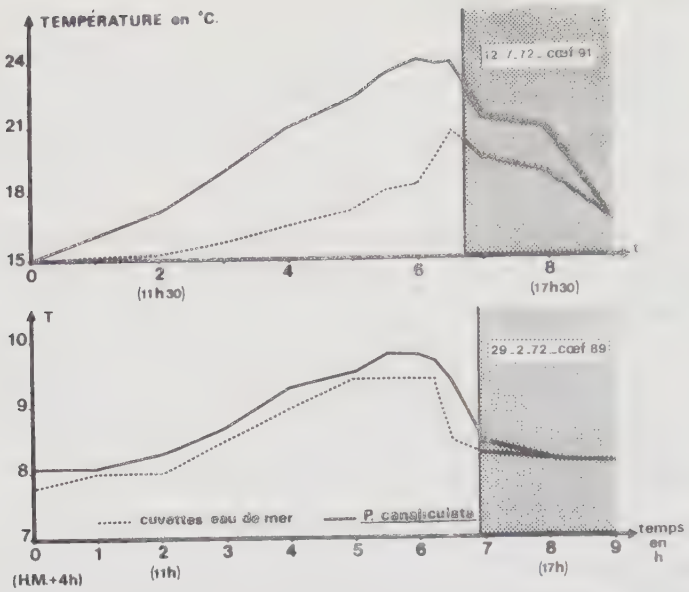


Fig. 60 - Comparaison des températures enregistrées au niveau de *Pelvetia canaliculata* avec celles des cuvettes contenant de l'eau de mer et situées au même endroit.
(les heures légales figurent entre parenthèses ; le grisé correspond à la phase d'immersion).

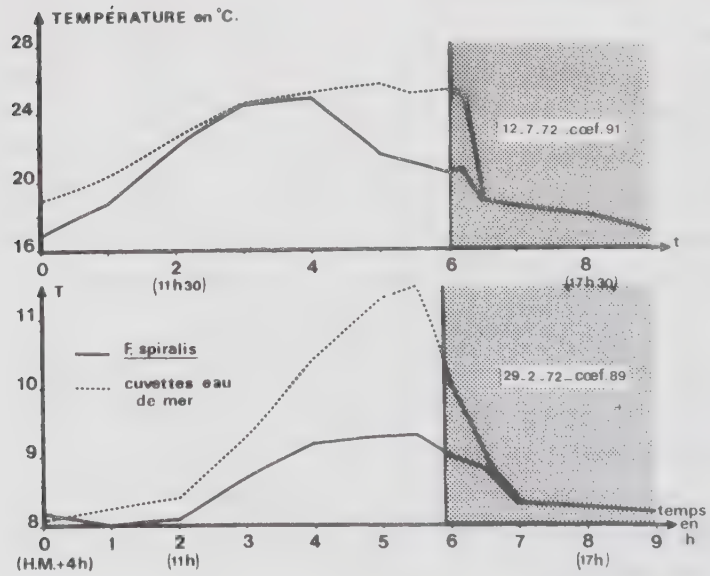


Fig. 61 - Comparaison des températures enregistrées au niveau du *Fucus spiralis* avec celles des cuvettes contenant de l'eau de mer et situées au même endroit.
(les heures légales figurent entre parenthèses ; le grisé correspond à la phase d'immersion).

Littorina littorea qui s'y réfugient à marée basse, possèdent peut-être des caractères adaptatifs différents de ceux des individus de la même espèce inféodés au milieu lithal ou algal environnant.

7) Principales caractéristiques du biotope des Littorines durant la phase nocturne.

Au cours de nos recherches, nous avons effectué une marée nocturne (nuit sans lune) (Pl. VIII). Pour des raisons matérielles et de commodité, seuls les enregistrements de température et d'humidité ont été réalisés au niveau de l'habitat d'une seule espèce, *Littorina littorea* (*Fucus spiralis*) (Fig. 62) .

La température ambiante diminue graduellement depuis le coucher du soleil jusque vers 2 heures où elle se stabilise, puis augmente de nouveau vers le lever du jour ; pour l'humidité c'est le phénomène inverse. Au niveau de l'habitat de *Littorina littorea*, température et humidité évoluent de façon identique à celles du milieu ambiant.

Durant la phase nocturne et à marée basse, il y a donc une inversion de l'évolution des facteurs thermique et hygrométrique par rapport aux observations effectuées durant la période diurne.

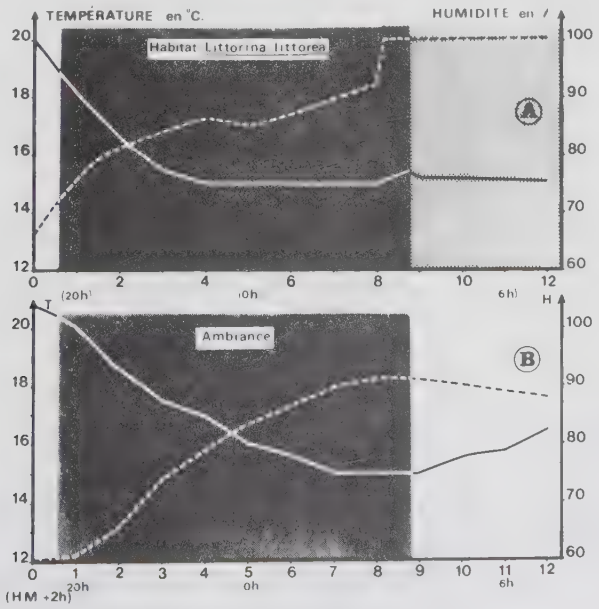


Fig. 62 - Valeurs de la température et de l'humidité enregistrées au niveau de l'habitat de *Littorina littorea* (L.) (A), et du milieu ambiant (B) , au cours de la marée de nuit du 20 au 21/9/71 (coeff. 88).
(les heures légales figurent entre parenthèses ; le grisé correspond àla phase d'immersion et le gris foncé à la phase nocturne).

B - DONNEES AUTO-ECOLOGIQUES, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE POPULATIONS DE *LITTORINA NERITOIDES* (L.)

Il existe peu de travaux concernant l'écologie de *Littorina neritoides* ; sont connus ceux de PATANE (1933, 1957) pour la France, LYSAGHT (1941) pour l'Angleterre, KOJIMA (1959, 1960) pour le Japon, LEWIS et TAMBS-LYCHE(1962) pour la Scandinavie , NATALE et SACCHI (1962) pour l'Italie et PALANT et FISCHELSON (1968) pour l'Israël.

1) Cycle biologique.

Littorina neritoides a d'abord été longtemps considéré comme espèce vivipare (TATTERSAL, 1920). De nombreux chercheurs ont néanmoins montré que les femelles émettent des capsules ovigères qui mènent une vie pélagique (CAULLERY et PELSENEER, 1910 ; COLMAN, 1933 ; LINKE, 1933 ; LEBOUR, 1935).

La période de reproduction se situe, quelle que soit la localité, toujours en hiver et au printemps. Ainsi, à PLYMOUTH (ANGLETERRE), elle s'étend de septembre à avril inclus, et les mâles sont matures environ 2 mois avant les femelles (LYSAGHT, 1941).

Pour effectuer leur ponte, les femelles se déplacent vers le bas du rocher afin d'atteindre l'eau de mer (KOJIMA, 1959, 1960 ; FRETTER et GRAHAM, 1962). L'émission des capsules ovigères a lieu selon un rythme de 15 jours correspondant aux marées syzygiales, et qui semble endogène puisqu'il est conservé en conditions artificielles d'émersion continue (LYSAGHT, 1941).

La capsule ovigère a la forme d'un disque biconvexe mesurant en moyenne 0,18 mm de diamètre et 0,09 mm de hauteur. Elle ne renferme qu'un seul oeuf entouré d'albumen et d'une coque, le tout baignant dans une sorte de gelée (Fig. 63).

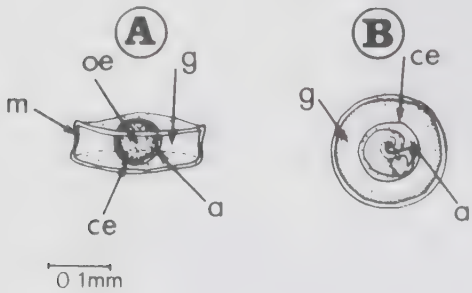


Fig. 63 - Capsule ovigère de *Littorina neritoides* (L.) (selon FRETTER et GRAHAM, 1962)

A : vue de profil ; B : vue de dessus.

a : albumen, ce : coque de l'oeuf, g : gelée, m : membrane de la capsule ovigère, oe : oeuf .

Marée nocturne à Penvins (nuit du 20 au 21 septembre 1971)

Les capsules ovigères sont libérées dans l'eau de mer et mènent une vie pélagique pendant une durée variable selon la température et la latitude (3 semaines en moyenne). A Plymouth, on les recueille dans le plancton, d'octobre à avril (LEBOUR, 1947). Les oeufs donnent naissance à des larves véligères libres qui, après un temps relativement court vont se fixer et se métamorphoser sur les rochers pour se transformer en de jeunes individus de 0,50 mm de hauteur de coquille environ. De plus, ces larves ne sont capables de s'installer que sur les rochers nus, dépourvus de Fucacées, en-dessous de la zone des Balanes (LYSAGHT, 1941).

Enfin, les jeunes individus de *Littorina neritoides* migrent graduellement vers les niveaux plus hauts où se trouvent les adultes, mais cette migration n'a jamais été étudiée de façon approfondie. Ainsi *Littorina neritoides*, après une vie larvaire planctonique, est affranchi totalement du milieu aquatique marin dont il ne dépend que périodiquement. Les adultes possèdent des adaptations morphologiques et physiologiques indispensables leur permettant de mener une vie pratiquement terrestre. Si l'on considère la respiration, on note que la chambre palléale est très richement vascularisée rappelant ainsi de très près les structures de "poumon" des vrais Prosobranches terrestres comme *Pomatias elegans* (Müll.). Enfin, *Littorina neritoides* est une espèce lichénophage, ce qui le distingue encore des autres Littorines qui sont, soit "algophages", soit "détritivores algophages".

2) Sex-ratio.

Chez les *Littorinidae*, Gastéropodes gonochoriques, les critères de distinction des sexes ne peuvent être appréciés à la naissance ; la sex-ratio, facteur important de l'évolution des populations, ne peut donc être déterminée que pour les adultes.

A Penvins, la population de *Littorina neritoides* étudiée, présente une sex-ratio (S.R.) largement en faveur des femelles, puisque S.R. ♂/♀ = 1 : 2. Ce rapport présente des variations mensuelles, mais qui restent toujours dans la même proportion (Tabl. 50). L'égalité numérique des deux sexes n'est pas réalisée dans les 4/5 des espèces animales, le sexe femelle dominant plus ou moins. Ainsi, chez *Bythinia leachii* (Sheppard), Gastéropode Prosobranche dulçaquicole, les femelles représentent 80 % de l'effectif adulte (PELSENEER, 1925).

Si l'on considère les variations de la sex-ratio en fonction de l'âge des individus (Fig. 64), on note que la proportion des sexes, chez les jeunes adultes, est voisine de 50 % de mâles et de 50 % de femelles, et que le pourcentage de

mâles décroît régulièrement avec l'âge. Selon nos résultats antérieurs, la vitesse de croissance étant la même dans les deux sexes, ce phénomène est certainement dû à une différence de longévité, la durée de vie des mâles étant inférieure de 1 an environ à celle des femelles. Déjà, un cas semblable a été observé chez *Lacuna pallidula* (Da Costa) par PELSENEER (1925) et par GALLIEN et De LARAMBERGUE (1938).

Mois	% ♂	% ♀	Mois	% ♂	% ♀
Décembre 1971	30,0	70,0	Juillet 1972	37,8	62,2
Janvier 1972	35,2	64,8	Août	35,1	64,9
Février	29,5	70,5	Septembre	27,8	72,2
Mars	30,2	69,8	Octobre	36,2	63,8
Avril	33,9	66,1	Novembre	35,7	64,3
Mai	29,8	70,2	Décembre	36,5	63,5
Juin	37,2	62,8	Janvier 1973	23,7	76,3

Moyenne % ♂ ± S_m = 32,8 ± 1,0 % (∘)

Tabl. 50 : Evolution de la sex-ratio chez *Littorina neritoides* (L.) (mode semi-battu - niveau inférieur des Lichens), du 20/12/71 au 10/1/73 .

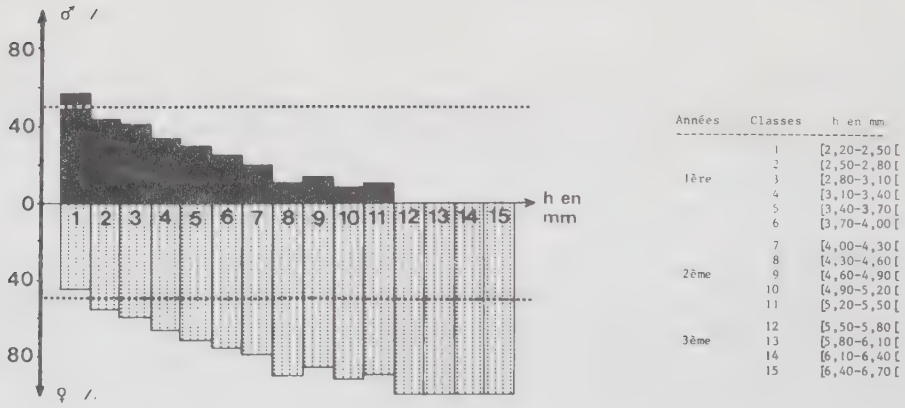


Fig. 64 - Variations de la sex-ratio en fonction de l'âge chez *Littorina neritoides* (L.) (mode semi-battu - niveau inférieur des Lichens)

(∘) Dans ce cas : $S_m = \sqrt{\frac{90\ (1-q_o)}{n}}$ où n = effectif de la population et q_o = nombre de ♂ / effectif de la population.

3) Cycle reproducteur.

Au cours des nombreuses observations effectuées au stéréomicroscope, nous avons constaté que les individus de *Littorina neritoides* présentent une gonade et ses glandes annexes particulièrement développées et turgescentes durant l'hiver et le printemps (de novembre à mai) . LYSAGHT (1941) enregistre un phénomène similaire pour *Littorina neritoides* vivant sur les côtes de Plymouth (période de reproduction de septembre à avril) et note que les mâles sont matures deux mois environ avant les femelles.

En ce qui concerne notre travail, n'ayant pas effectué de coupes histologiques au niveau de la gonade, il nous paraît imprudent d'affirmer que les mâles sont matures avant les femelles, bien que nos observations au stéréomicroscope le laissent envisager.

Comme LYSAGHT (1941) à Plymouth, nous n'avons pas remarqué, à Penvins, l'existence d'un véritable repos sexuel des individus de *Littorina neritoides* ; par contre, PALANT et FISHELSON (1968), en Israël, montrent que cette espèce présente une période de reproduction, s'étendant de fin novembre au début d'avril et un repos sexuel en été, avec un important phénomène de régression de l'appareil génital, ce qui semble indiquer une variation dans le cycle reproducteur en fonction de la latitude.

4) Rythme d'activité et activité motrice.

Au cours de leur exondation, plus ou moins importante (quelques heures à quelques jours selon la marée), les divers individus de *Littorina neritoides* se réfugient dans les failles, les interstices, les micro-grottes du rocher et dans les Balanes vides. Ils se présentent très souvent par petites populations comprenant des sujets d'âge différent . Les individus les plus vieux, âgés de 3 ans environ, sont inféodés aux niveaux les plus hauts, et vivent, en général, en solitaires. Quant aux sujets les plus jeunes, ils occupent, de préférence, d'abord les niveaux inférieurs à ceux des adultes, puis graduellement rejoignent leurs aînés. FABRE (1950) signale l'existence de *Littorina neritoides* dans des flaques à salinité variable ; à Penvins, nous n'avons jamais observé un tel phénomène.

Durant la période des marées de morte eau ou lors de sa phase émergée des marées de vive eau , *Littorina neritoides* montre souvent une

certaine activité qu'il nous a été possible d'observer, mais seulement si le taux d'humidité ambiante est important, proche de celui de la saturation. Quand les conditions ambiantes deviennent trop défavorables, *Littorina neritoides* ferme son opercule, se rétracte dans sa coquille imperméable et entre alors dans une sorte de quiescence (LEWIS et TAYLOR, 1967) (1) . Selon PATANE (1933, 1957) , cette Littorine est capable de vivre en inactivité jusqu'à 5 mois, en absence d'humidité. Dès que l'eau de mer atteint les différents individus, ces derniers ouvrent rapidement leur opercule, redeviennent actifs et se déplacent. De plus, si l'on prélève des sujets à marée basse et qu'on les plonge dans de l'eau de mer, ils retrouvent immédiatement leur activité locomotrice.

A Penvins, quand les conditions hygrométriques sont favorables, *Littorina neritoides* est capable de se déplacer de quelques centimètres (10 à 20 cm). NATALE et SACCHI (1962) ont également observé, sur la côte méditerranéenne, des déplacements de cette espèce, mais plus importants (de 20 cm à 1,50 m) . En Israël, *Littorina neritoides* ne se déplace que dans des conditions d'humidité suffisantes et dans une mer relativement calme (PALANT et FISHELSON, 1968).

5) Structure et évolution démographiques.

Pour cette étude, durant deux années consécutives, des prélèvements ont été effectués sur une surface de 625 cm2 (soit 25 cm x 25 cm), et au niveau du biotope préférentiel de *Littorina neritoides* . Ainsi, il a été possible de noter, parmi cette population correspondant à une moyenne de 100 individus pour 625 cm^2 , les effectifs respectifs de mâles, femelles et jeunes (Fig. 65) . Les formes juvéniles (h < 2,20 mm), âgées de moins de 3 mois, se rencontrent surtout de septembre à janvier et de juin à juillet, ce qui confirme à la fois, les résultats de LEBOUR (1935) montrant qu'à Plymouth (Angleterre) le plancton renferme des capsules ovigères de *Littorina neritoides* d'octobre à avril, et nos propres conclusions concernant la période de reproduction de cette espèce, à Penvins, qui s'étend de novembre à mai.

Le nombre de juvéniles reste toujours faible par rapport à l'effectif total de la population, ceci étant probablement dû au fait que les individus

---

(1) Nomenclature adoptée par les auteurs anglais signifiant un simple blocage fonctionnel immédiatement réversible au retour des conditions convenables.

âgés de moins de deux mois (h < 1,30 mm) sont inféodés à des niveaux plus inférieurs et qu'ils migrent graduellement vers le biotope des adultes d'une part, et que la durée de vie étant courte, les jeunes deviennent adultes très rapidement d'autre part. Nous avons pu observer , à plusieurs reprises, en particulier en janvier et en avril, ces jeunes individus, situés à la base de la zone des Balanes (*Balanus balanoides* et *Chthamalus stellatus*) et abrités dans les petites lithoclases et certaines Balanes vides. Etant dans l'impossibilité de faire un échantillonnage correct à ce niveau, il nous a été impossible d'analyser cette population juvénile et de suivre sa migration vers les hauts niveaux.

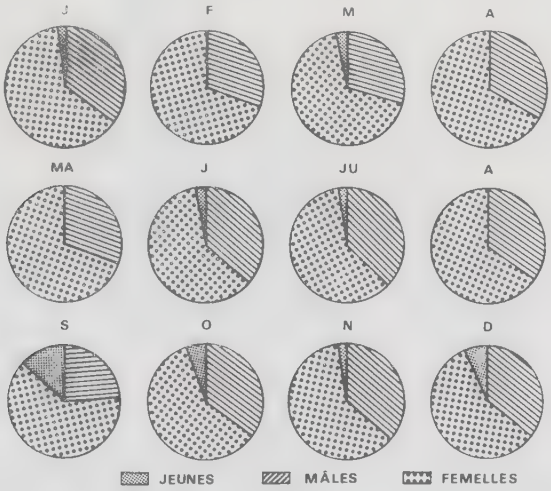


Fig. 65 - Répartition entre individus immatures et individus différenciés sexuellement au sein de la population de *Littorina neritoides* (L.) au cours de la période du 31/1/72 au 22/12/72 (mode semi-battu - niveau inférieur des Lichens).

La période de reproduction s'étalant sur plusieurs mois et l'apparition des jeunes au niveau du biotope des adultes s'effectuant par cohortes successives, on remarque que la population de *Littorina neritoides* présente tout au long de l'année une structure polymodale à allure générale assez homogène (Fig. 66) (1) . Les plus jeunes individus capturés ont en moyenne 1,30 millimètres de hauteur de coquille et sont âgés, selon nos résultats antérieurs, de 2 mois environ. Ces derniers se rencontrent surtout en mars, juin, septembre et décembre.

---

(1) L'intervalle de classe (i) a été déterminé selon la méthode de GOULDEN (1952) qui veut que sa valeur ne doit pas être plus grande que le quart de l'écart-type de la distribution (i = 0,60 mm).

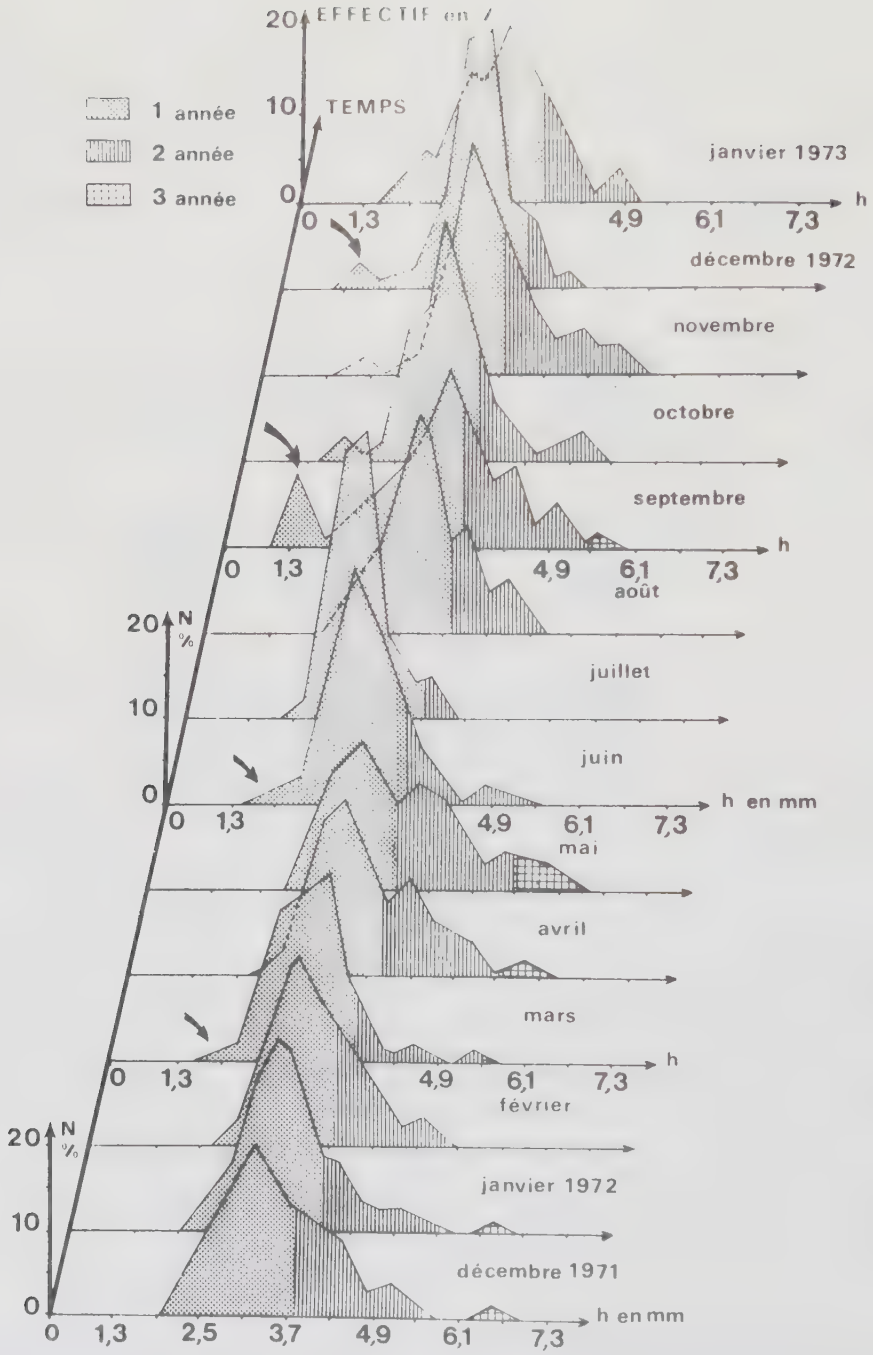


Fig. 66 - Evolution de la population de *Littorina neritoides* (L.) au cours d'une année. (mode semi-battu - niveau base des Lichens).

Si on analyse la structure de la population de *Littorina neritoides*, on remarque que le taux de mortalité est très important à la fin de la première année de vie (Tabl. 51, fig. 67). Bien que les individus de cette espèce soient capablesde vivre trois ans environ, la quasi-totalité d'entre eux meurt à la fin de la deuxième année d'existence, les individus âgés de trois ans étant alors uniquement des femelles.

Age des individus	Importance en %
1ère année	84,3
2ème année	15,3
3ème année	0,4

Tabl. 51 : Analyse de la population de *Littorina neritoides* (niveau base des Lichens - mode semi-battu), au cours de la période du 20/12/71 au 10/1/73 .

De plus, la mortalité peut également être occasionnée, soit par la prédation, faible, due aux Oiseaux marins tels les Goélands, soit par le parasitisme dû surtout à des Cercaires de Trématodes.

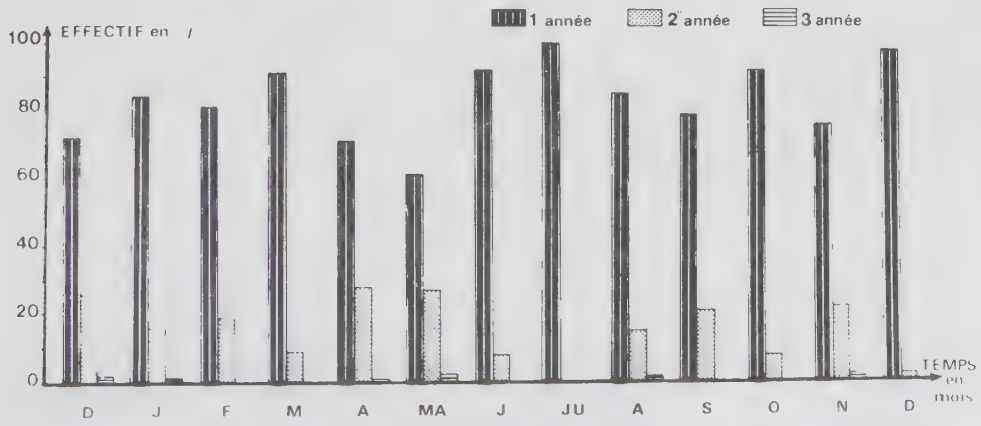


Fig. 67 - Répartition selon l'âge des individus de la population de *Littorina neritoides*. (mode semi-battu - niveau inférieur des Lichens) du 20/12/71 au 22/12/72 .

C - DONNEES AUTO-ECOLOGIQUES, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE POPULATIONS DE *LITTORINA SAXATILIS* (Olivi).

Plusieurs travaux ont été consacrés à la reproduction de *Littorina saxatilis*, mais rares sont ceux qui se rapportent à son écologie. Citons surtout les recherches de BERRY (1961), GAILLARD (1965) et enfin celles de FISCHER-PIETTE, GAILLARD, JAMES et Col. (1961, 1963, 1964, 1966, 1971) relatives aux grandes variations de forme, d'ornementation et de couleur de la coquille de cette espèce.

1) Cycle biologique.

L'espèce médio-littorale *Littorina saxatilis* est vivipare et ne possède pas de larve véligère pélagique. En Angleterre, à Plymouth, la période de ponte s'étend sur toute l'année (LEBOUR, 1937) ; par contre, à Whitstable, la reproduction est moins active de juin à mi-août (BERRY, 1956).

Les oeufs, au nombre d'une centaine en moyenne, se trouvent dans une poche incubatrice correspondant à une dilatation distale de l'utérus. Cette poche incubatrice est subdivisée en compartiments pouvant contenir chacun une vingtaine d'oeufs dont l'émission est provoquée par l'accouplement ou, du moins, par la présence de sperme dans le réceptacle séminal (BERRY, 1961). La ponte présente une périodicité de 4 à 6 jours, mais aucun rythme avec les marées ou semi-lunaire (COUSIN, 1973). Les oeufs fécondés se développent pour donner naissance à des embryons. Chaque oeuf est entouré d'albumen et d'une membrane externe. L'albumen, source nutritive, est fluide seulement autour de l'embryon, ce qui permet à ce dernier de tourner sur lui-même (Fig. 68).

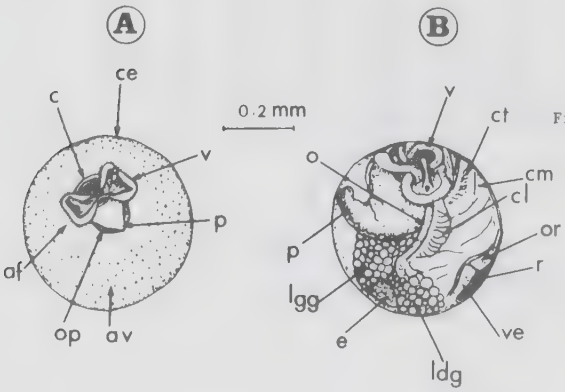


Fig. 68 - Larve véligère de *Littorina saxatilis* (Olivi) (selon FRETTER et GRAHAM, 1962) . A : stade véligère jeune, B : stade véligère âgée.

(af : albumen fluide ; av : albumen visqueux ; c : coquille ; ce : coque de l'oeuf ; cm : cavité du manteau ; cl : coeur larvaire ; e : estomac; Ldg : lobe droit de la glande digestive ; Lgg : lobe gauche de la glande digestive ; o : oesophage ; op : opercule ; or : oreillette ; p : pied; r : rein ; v : velum ; ve : ventricule).

A la fin du développement larvaire, quand l'albumen a disparu , la larve véligère rampe le long de la coque externe, perd son velum, et grâce à sa radula perce un trou par où elle s'échappe (LINKE, 1933).

Les jeunes individus ainsi libérés (h = 0,45 mm) se déplacent dans la partie terminale de l'oviducte et s'échappent dans la cavité palléale par l'orifice de ponte de la femelle. Ils vivent alors à côté des adultes, parmi les rochers, se nourrissant de Diatomées et de débris algaux.

2) Sex-ratio.

La population de *Littorina saxatilis* étudiée à Penvins montre une sex-ratio S.R. ♂/♀ = 1 : 1 (Tabl. 52). Si l'on considère les variations de ce rapport au cours des différents mois de l'année, on note que d'octobre à février, les femelles ont une légère tendance à dominer, tandis que de mars à septembre, ce sont les mâles qui deviennent sensiblement prédominants. Ce phénomène peut être dû, soit à la résistance moins grande des mâles aux températures froides, soit à une mortalité plus importante des femelles au cours des périodes printanière et estivale. BERRY (1961) enregistre des résultats légèrement différents pour une population de la côte sud-ouest de l'Angleterre. Il note que le taux de mâles de *Littorina saxatilis* diminue en juin, juillet et août et devient faible en février. Selon cet auteur, la mortalité serait due à l'infection par des Trématodes, aux basses températures et à la fragilité des mâles durant les mois d'été . Cette différence avec nos résultats est probablement due à la latitude. Par contre, PELSENEER (1925) trouve que *Littorina saxatilis* présente un rapport des sexes en faveur des femelles : 62 % de femelles et 38 % de mâles. Cette différence avec nos résultats provient peut-être du faible effectif étudié par cet auteur d'une part, et de la saison de la récolte d'autre part.

Mois	% ♂	% ♀	Mois	% ♂	% ♀
Octobre 1970	49,5	50,5	Avril 1971	54,1	45,9
Novembre	48,1	51,9	Mai	44,1	55,9
Décembre	48,1	51,9	Juin	55,4	44,6
Janvier 1971	46,6	53,4	Juillet	51,8	48,2
Février	44,9	55,1	Août	51,9	48,1
Mars	51,1	48,9	Septembre	52,5	47,5

Moyenne % ♂ ± S_m = 49,8 ± 1,7 %

Tabl. 52 : Evolution de la sex-ratio chez *Littorina saxatilis* (mode semi-battu - *Pelvetia canaliculata*), du 15/10/70 au 20/9/71 .

La proportion des sexes varie sensiblement selon l'âge (Fig. 69), mais reste toujours voisine de 50 % de mâles et 50 % de femelles. Le taux plus faible de mâles parmi les jeunes adultes (4 mm < h < 6 mm) peut s'expliquer par la différenciation sexuelle plus précoce chez les femelles. Selon nos résultats antérieurs, la longévité est la même dans les deux sexes, et le taux de croissance est plus important chez la femelle, ce qui permet de comprendre que les individus âgés de 5 ans environ et ayant une hauteur de coquille h > 17 mm sont uniquement des femelles.

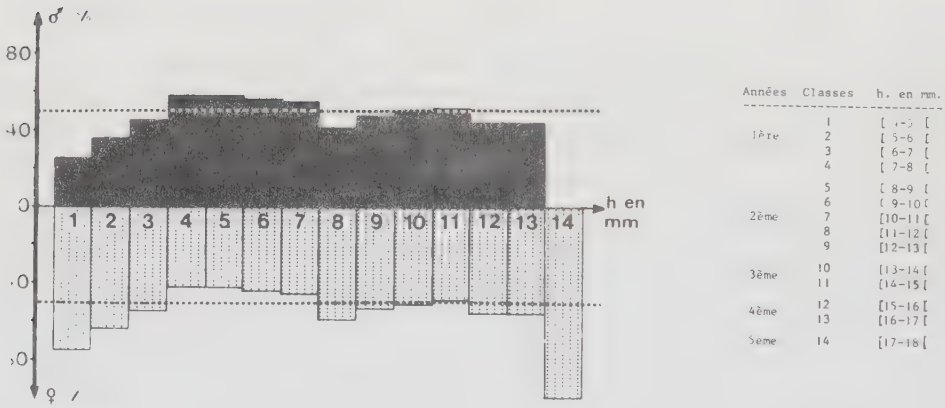


Fig. 69 - Variations de la sex-ratio en fonction de l'âge chez *Littorina saxatilis* (Olivi) (mode semi-battu - *Pelvetia canaliculata*).

3) Cycle reproducteur.

A Penvins, *Littorina saxatilis* présente des femelles gestantes tout au long de l'année, ce qui confirme les résultats de PELSENEER (1934) . De plus , quelle que soit la saison, il est possible d'observer des accouplements à marée basse, quand les conditions hygrométriques et thermiques sont favorables.

En suivant, mois par mois, l'évolution de l'état sexuel des divers individus de la population (Fig. 70), on constate que le nombre de femelles gestantes, relativement stable de novembre à février (32 à 45 % de la population femelle), diminue en mars pour atteindre un minimum en avril (18 % des femelles),

puis s'élève à nouveau pour passer par un maximum en septembre (75 % de l'effectif femelle) et enfin diminue en octobre pour se stabiliser en novembre. Ainsi, chez *Littorina saxatilis* femelle, le cycle reproducteur semble montrer un certain rythme annuel plus ou moins marqué.

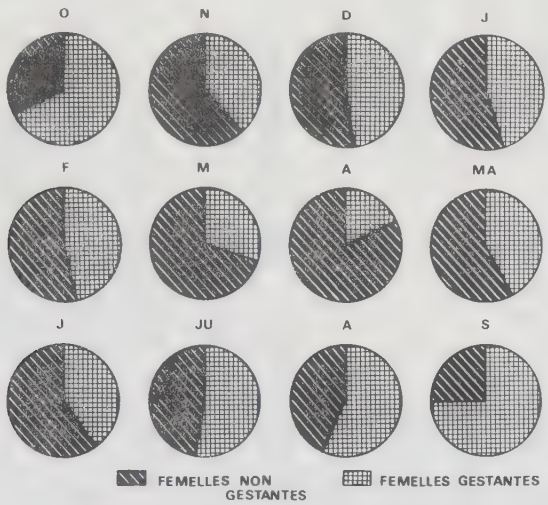


Fig. 70 - Evolution de la maturité sexuelle chez *Littorina saxatilis* (Olivi) adulte femelle, au cours d'une année (mode semi-battu - *Pelvetia canaliculata*) ,du 15/10/70 au 20/9/71 .

Si l'on analyse la répartition,au cours d'une année,des femelles gestantes, selon les diverses classes d'âge (Fig. 71), on note que certaines femelles sont déjà gestantes dès qu'elles ont une hauteur de coquille h > 5 millimètres. Le taux de femelles en gestation augmente graduellement avec l'âge . Certains individus seraient capables de se reproduire dès l'âge de 6 mois (h = 5 mm environ), la plupart vers 15 mois (h = 11 mm environ). Il y aurait ainsi un décalage dans le temps de la période de reproduction selon les divers individus, phénomène peut-être dû essentiellement aux conditions du milieu . De plus, d'après ces résultats, il semble que l'accouplement peut s'effectuer entre des mâles et des femelles gestantes, plutôt qu'entre mâles et femelles non gestantes uniquement.

Les mâles de *Littorina saxatilis* comprennent des individus à pénis petit, réduit à une petite lamelle triangulaire (♂ PP), d'autres à pénis très développé (♂ GP) , garni de protubérances mamelliformes appelés " glandes de

la colle" dont le nombre varie entre 3 et 24 (JAMES, 1963) et enfin quelquefois de sujets dont le pénis présente des caractères intermédiaires (♂ MP).

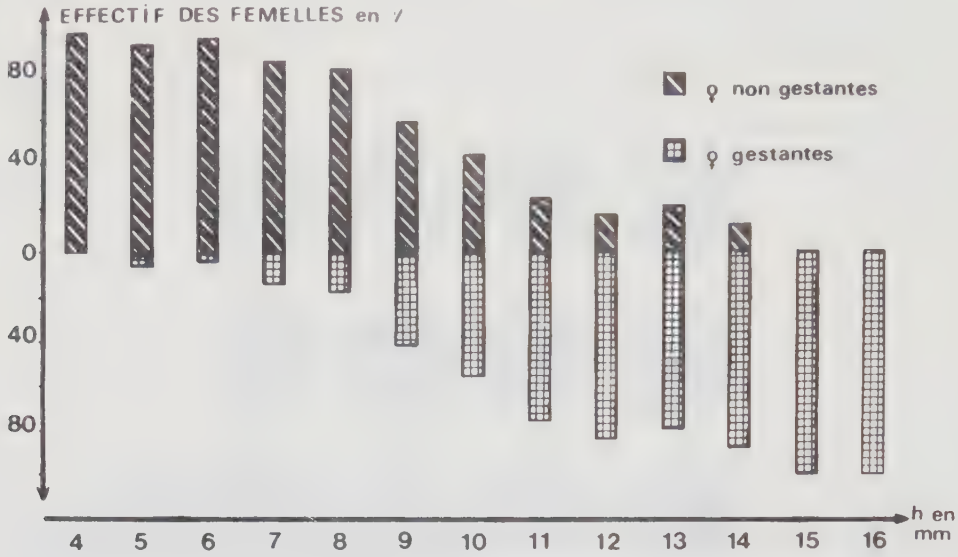


Fig. 71 - Evolution de la maturité sexuelle des femelles en fonction de la taille, chez *Littorina saxatilis*. (mode semi-battu - *Pelvetia canaliculata*) .

Si l'on suit l'évolution de l'ensemble de la population mâle au cours d'une année (Fig. 72), on note que, comme pour la femelle, le cycle reproducteur présente un certain rythme annuel, mais beaucoup moins marqué. Les mâles reproducteurs (♂ GP) sont surtout très nombreux en février et en septembre-octobre; par contre leur effectif le plus faible se rencontre en janvier et en avril.

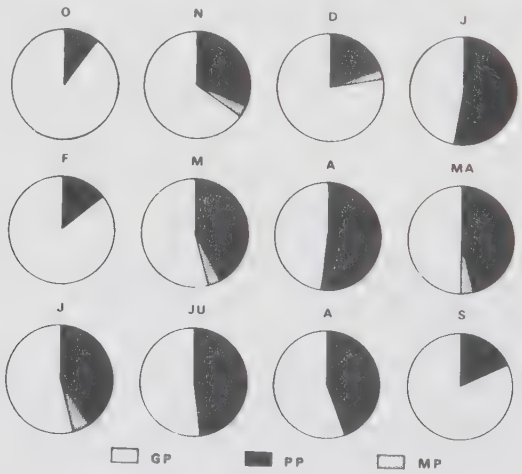


Fig. 72 - Evolution de la maturité sexuelle chez *Littorina saxatilis* (Olivi) adulte mâle, au cours d'une année (mode semi-battu - *Pelvetia canaliculata*), du 15/10/70 au 20/9/71.

En étudiant la distribution des mâles selon leur état de maturité sexuelle et leur âge (Fig. 73), on note que certains sujets possèdent déjà un pénis très développé dès qu'ils ont une hauteur de coquille h > 4 mm (âge : 6 mois environ). Le nombre de mâles ayant un gros pénis (♂ GP) augmente avec l'âge jusqu'à 15 mois environ où les mâles sont pratiquement tous reproducteurs. La maturité sexuelle des mâles se fait donc progressivement selon les divers individus de la population et à un âge plus ou moins avancé. Selon nos résultats , les mâles intermédiaires (♂ MP) peuvent être considérés comme des individus dont le pénis est en phase évolutive.

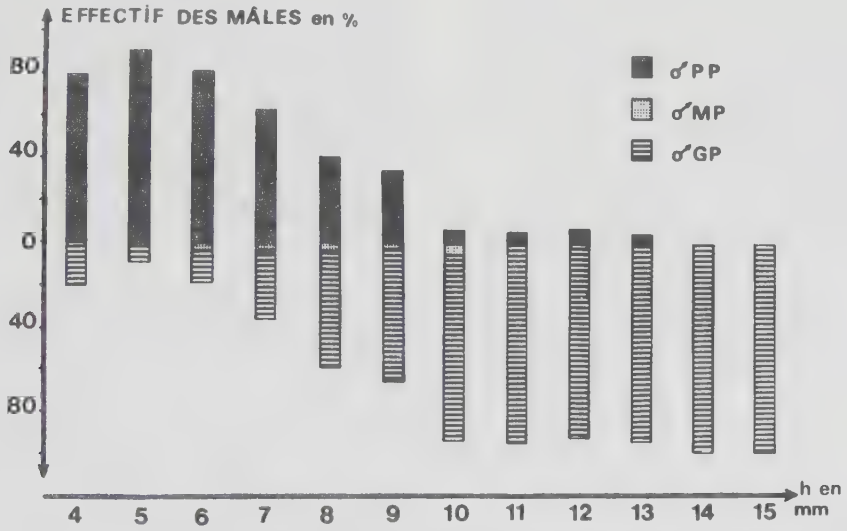


Fig. 73 - Evolution de la maturité sexuelle des mâles en fonction de la taille, chez *Littorina saxatilis* (mode semi-battu - *Pelvetia canaliculata*) .

BERRY (1961) note, chez une population de *Littorina saxatilis* de Whitstable (Angleterre), une certaine régression des glandes génitales, du nombre d'embryons chez les femelles et de la taille du pénis chez les mâles, au cours des mois de juin, juillet et août . De même, selon BERGERARD (1971), il existe, à Roscoff (Finistère) une grande variation du cycle reproducteur chez les diverses populations de *Littorina saxatilis* . Certaines montrent un grand nombre de femelles gestantes, tandis que d'autres, à la même époque, sont composées uniquement d'individus en repos sexuel. La maturité sexuelle varierait avec le mode et serait en rapport étroit avec les conditions du milieu. De plus, il existe une véritable période de repos sexuel avec chute du pénis chez le mâle (BERGERARD , 1974).

Aussi bien COUSIN (1971) à Luc-sur-Mer (Calvados), que nous, à Penvins, n'avons enregistré un tel phénomène . La population de *Littorina saxatilis*

étudiée ne présente ni repos sexuel, ni chute du pénis chez le mâle (Fig.74 et 75) . Cette différence est probablement due à la latitude, à la température ou à la localité elle-même.

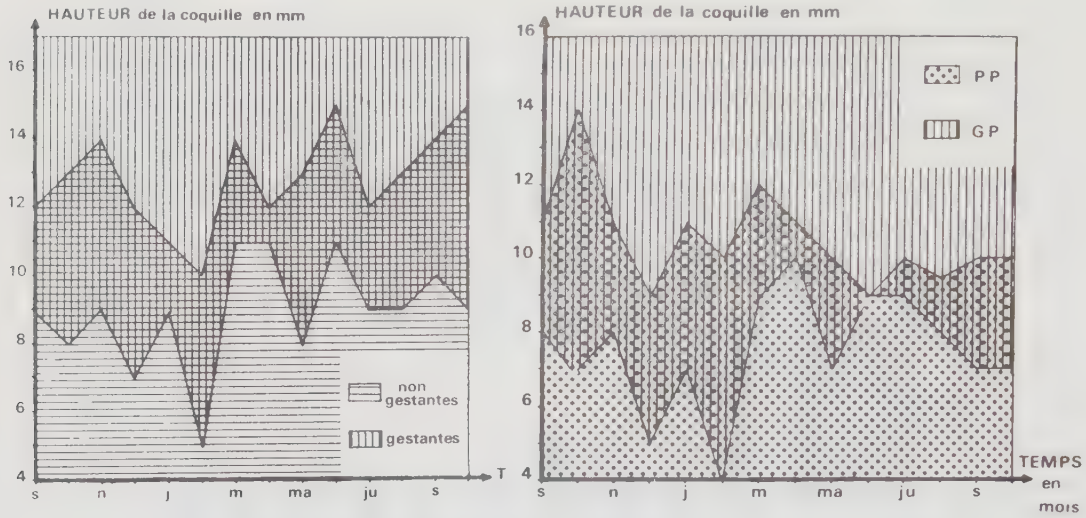


Fig. 74 et 75 - Evolution de l'état sexuel chez *Littorina saxatilis*, femelle, au cours de la période du 17/9/70 au 21/10/71 (mode semi-battu - *Pelvetia canaliculata*).
Evolution de l'état sexuel chez *Littorina saxatilis*, mâle, au cours de la même période.
(*Pour chaque sexe, le recouvrement entre les deux types d'états signifie que dans cet intervalle de hauteur de coquille, on trouve , pour une taille donnée, les deux états sexuels*).

Enfin l'évolution de la population des adultes de *Littorina saxatilis*, au cours de l'année, à Penvins, montre que mâles et femelles présentent une parfaite concordance dans leur évolution sexuelle (Fig. 76) . Ainsi, c'est en septembre, octobre et février que les mâles à gros pénis sont particulièrement abondants, et que le nombre de femelles gestantes est le plus important ; de même au cours d'avril, on enregistre les plus petits effectifs de femelles gestantes et de mâles GP.

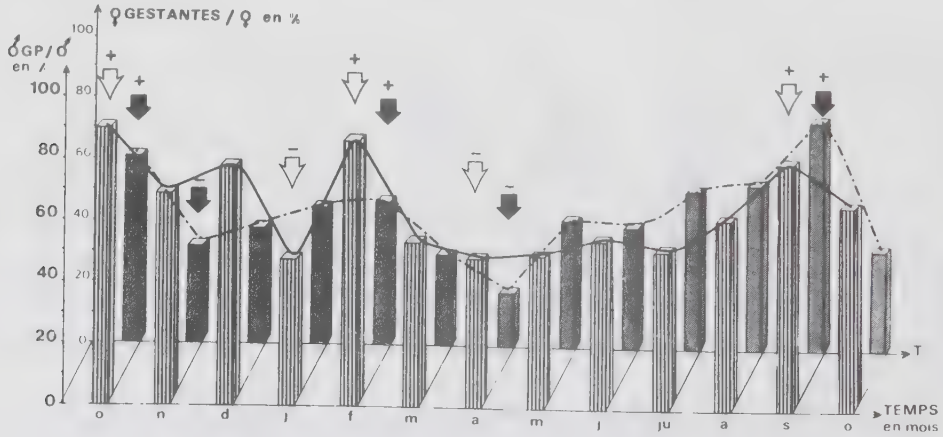


Fig. 76 - Evolution sexuelle des individus adultes, au cours de l'année, chez *Littorina saxatilis* (mode semi-battu - *Pelvetia canaliculata*).

4) Rythme d'activité et activité motrice.

Au cours de leur exondation, en général, les individus de *Littorina saxatilis* ferment leur opercule et restent fixés sur les rochers, ou se réfugient dans des failles et interstices du rocher,ou séjournent dans des petites cuvettes intertidales contenant de l'eau de mer et situées au niveau à *Pelvetia canaliculata*. Les jeunes individus se trouvent toujours dans les petites lithoclases et très rarement sur les rochers eux-mêmes . Lorsque les conditions hygrothermiques sont favorables, surtout au début de leur émersion, les divers individus de *Littorina saxatilis* se déplacent, se nourrissent et s'accouplent.

Quand les animaux sont immergés, ils ouvrent leur opercule, étendent leur pied, mais restent inactifs (BERRY, 1961) . Ainsi, *Littorina saxatilis* montre une périodicité de vie active et de vie inactive en relation avec les marées (BOHN, 1904).

BERRY (1961) affirme qu'à marée basse, quand les conditions du milieu sont favorables, cette espèce est capable de se déplacer jusqu'à une distance de 8 mètres environ. Nous n'avons pu enregistrer nous-même que de faibles déplacements, de l'ordre de 1,50 m à 2 mètres environ, évalués grâce à des marquages.

5) Distribution spatiale .

Quelle que soit la phase de la marée, immersion ou émersion, les divers individus de *Littorina saxatilis* montrent un mode de distribution spatiale de type en agrégats. Ainsi, cette espèce se rencontre sous forme de petites populations composées de jeunes et d'adultes d'âge différent . Ce type de distribution est probablement dû à la viviparité de l'espèce qui favorise l'installation des jeunes au voisinage des adultes.

6) Structure et évolution démographiques.

Durant deux années consécutives, des prélèvements ont été réalisés sur une surface de 2.500 cm^2 (soit 50cm x 50cm) et au niveau du biotope préférentiel de *Littorina saxatilis* . La reproduction s'étalant sur toute l'année d'une part, et les jeunes se cachant dans les lithoclases d'autre part, il n'a été possible que de capturer les jeunes individus, âgés de 3 mois environ et ayant une hauteur de coquille h > 3,3 mm. Ces formes juvéniles apparaissent par vagues successives, en octobre, novembre, janvier, février, mai et juin (Fig. 77).

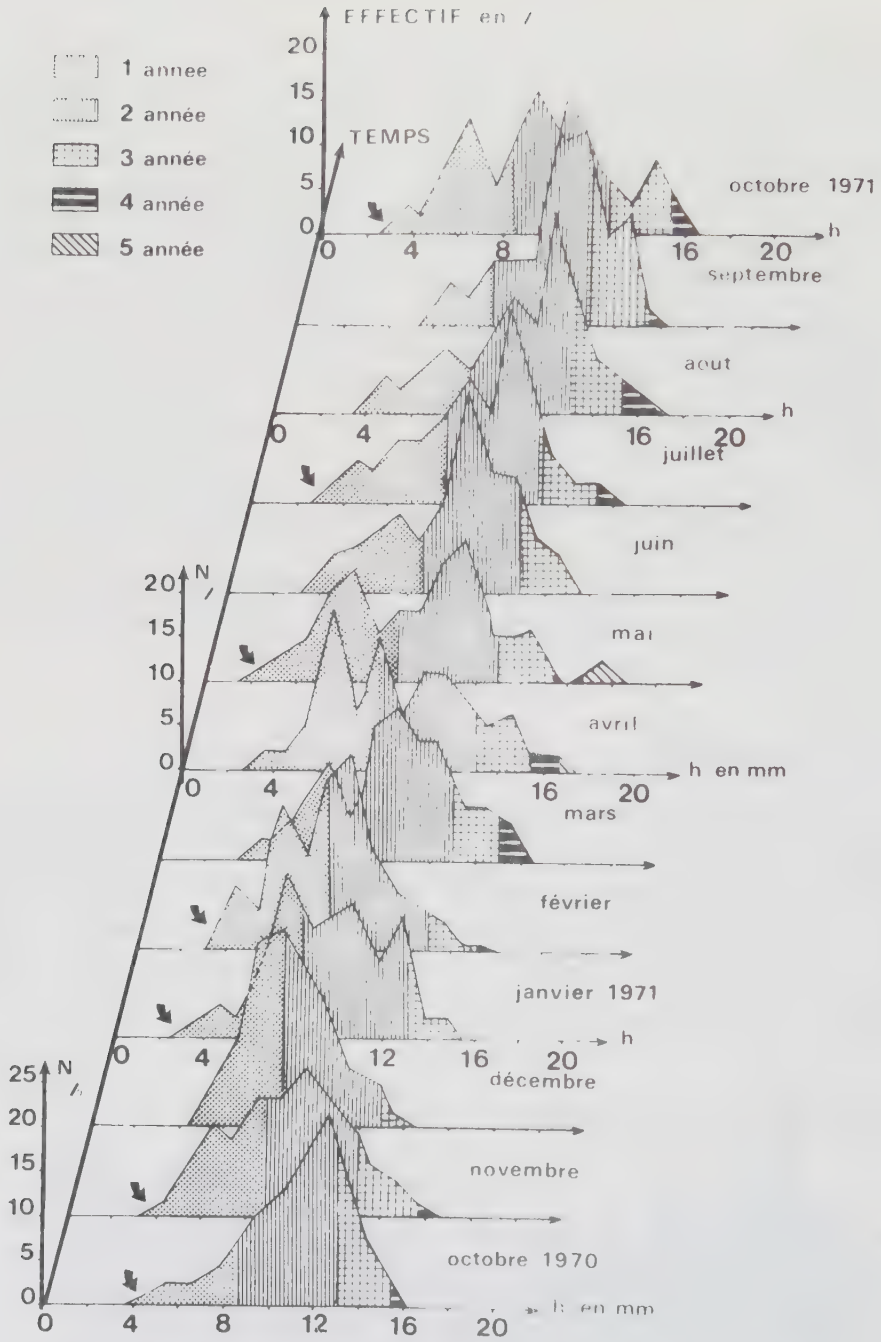


Fig. 77 - Evolution de la population de *Littorina saxatilis*, au cours d'une année. (mode semi-battu - *Pelvetia canaliculata*).

En analysant la structure de la population de *Littorina saxatilis* (Tabl. 53), on constate que la mortalité est surtout importante à la fin de la troisième année de vie.

Age des individus	Importance en %
1ère année	26,5
2ème année	50,6
3ème année	21,2
4ème année	1,5
5ème année	0,2

Tabl. 53 : Analyse de la population de *Littorina saxatilis* (mode semi-battu - niveau à *Pelvetia canaliculata*), au cours de la période du 15/10/70 au 20/9/71.

D - DONNEES AUTO-ECOLOGIQUES, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE POPULATIONS DE *LITTORINA LITTOREA* (L.).

Parmi les travaux relatifs à l'écologie du bigorneau comestible *Littorina littorea*, nous avons retenu ceux de TATTERSALL (1920), MOORE (1937, 1940), SMITH et NEWELL (1955), NEWELL (1958), WILLIAMS (1964), COUSIN (1971) et UNDERWOOD (1972, 1973).

1) Cycle biologique.

Comme *Littorina neritoides*, *Littorina littorea* est une espèce ovipare présentant des capsules ovigères planctoniques . La période d'activité sexuelle débute en hiver et la ponte s'effectue en général au printemps (PELSENEER,1926 ; LINKE, 1933 ; SMITH et NEWELL, 1955 ; COUSIN, 1971). Une ou deux heures après l'unique copulation, la femelle libère des capsules gélatineuses renfermant chacune en moyenne de 1 à 5 oeufs (Fig. 78) et qui mèneront par la suite une vie planctonique (TATTERSALL, 1920) . Ces capsules sont pondues à marée haute, généralement la nuit, et sont entraînées vers le large par les courants, surtout par le jusant . Ce processus s'effectue de façon intermittente durant plusieurs mois, par émission de 500 capsules environ à chaque ponte (FRETTER et GRAHAM, 1962) . Ainsi,

une femelle peut pondre jusqu'à 5000 capsules ovigères au cours d'une année.

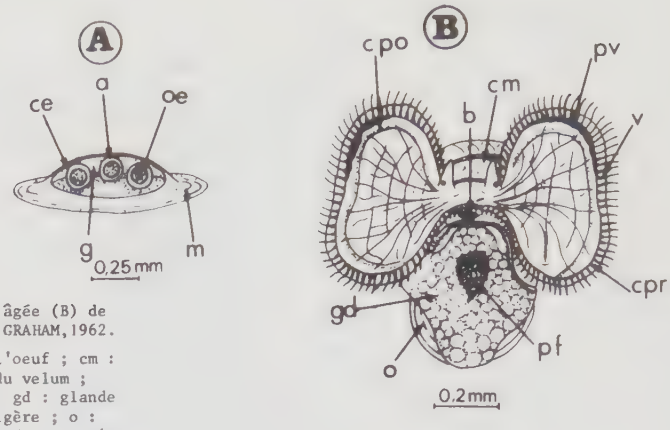


Fig. 78 - Capsule ovigère (A) et larve véligère âgée (B) de *Littorina littorea* (L.), selon FRETTER et GRAHAM, 1962.

a : albumen ; b : bouche ; ce : coque de l'oeuf ; cm : cavité du manteau ; cpo : cils postoraux du velum ; cpr : cils préoraux du velum ; g : gelée ; gd : glande digestive ; m : membrane de la capsule ovigère ; o : opercule ; oe : oeuf ; pf : pigments du pied ; pv : pigment du velum ; v : velum.

Littorina littorea est donc capable de pondre toute l'année, et la période d'émission maximum des capsules varie selon la latitude et même la localité (Tabl. 54) . De plus, la ponte serait en relation avec le cycle lunaire (surtout avec la nouvelle lune NL) et les grandes marées d'équinoxe de printemps (THORSON, 1946).

Localité	Période de ponte	Auteurs
ØRESUND (Danemark)	Juin à août	THORSON (1946)
HELIGOLAND (Allemagne)	Mars à mai	LINKE (1933)
MILLPORT (Ecosse)	Janvier à juil.	ELMHIRST (1923)
ARDFRY (Eire)	Janvier à juin	TATTERSALL (1920)
ABERYSTWYTH (Pays de Galles)	Février à mai	WILLIAMS (1964)
WHITSTABLE (Angleterre)	Mars à mai	SMITH et NEWELL (1955)
PLYMOUTH (Angleterre)	Février à mars	LEBOUR (1937,1947)
WIMEREUX (France)	Mars à septembre	CAULLERY et PELSENEER (1920)
LUC-sur-MER (France)	Novembre à juin	COUSIN (1971)

Tabl. 54 : Dates de la période de ponte de *Littorina littorea* (L.), en Europe Occidentale, selon divers auteurs.

L'éclosion des capsules ovigères a lieu 5 à 6 jours après la ponte (TATTERSALL, 1920), la pression osmotique augmentant à l'intérieur de la

capsule et provoquant la rupture de la paroi (LINKE, 1933) ; ce phénomène donne alors naissance à des larves véligères (Fig. 78) qui mènent une vie planctonique de durée variable, de 4 à 5 semaines (LINKE, 1933 ; SMITH et NEWELL, 1955), à 6 - 7 semaines (WILLIAMS, 1964). Cette vie planctonique peut être plus longue si les conditions du milieu sont défavorables (THORSON, 1946). Les larves véligères se métamorphosent en formes juvéniles (coquille de 0,25 mm environ de hauteur), puis tombent au fond de la mer et sont capables de se déplacer (SMITH et NEWELL, 1955) . Cependant, ces jeunes individus peuvent encore mener une vie pélagique pendant quelque temps, jusqu'à ce que leur coquille ait atteint au maximum 0,50 mm de hauteur (THORSON, 1946). A Plymouth, tout au cours de l'année, le plancton renferme de nombreuses larves véligères libres et des formes juvéniles ayant une coquille haute de 0,25 à 0,50 mm, mais avec un maximum d'abondance au printemps (LEBOUR, 1947). Selon SMITH et NEWELL (1955), les jeunes individus de *Littorina littorea* restent en-dessous du niveau des basses-mers jusqu'à ce que leur taille soit assez importante (hauteur de la coquille h > 2,5 mm) ,afin de pouvoir affronter les courants et l'assaut des vagues, puis grimpent d'une façon continue sur les rochers pour migrer vers les niveaux supérieurs où vivent les adultes.

2) Sex-ratio.

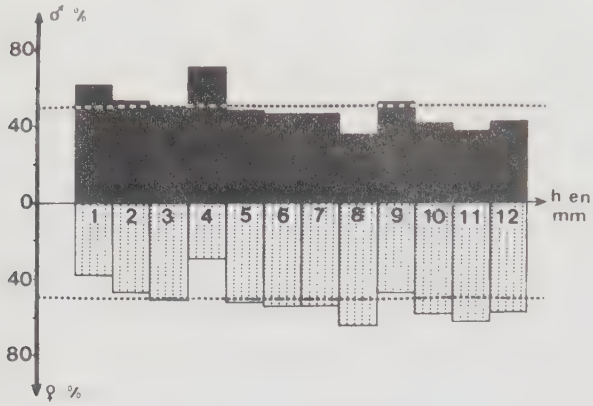
La population de *Littorina littorea* de Penvins présente une sex-ratio S.R. ♂/♀ = 1 : 1 mettant en évidence l'égalité numérique des sexes (Tabl. 55). Ce rapport montre des variations selon les divers mois de l'année, fluctuations dues probablement à la mortalité affectant plus les représentants d'un sexe que ceux de l'autre.

Mois	% ♂	% ♀	Mois	% ♂	% ♀
Septembre 1970	48,6	51,4	Avril 1971	44,2	55,8
Octobre	49,0	51,4	Mai	59,0	41,0
Novembre	49,0	51,0	Juin	53,8	46,2
Décembre	52,6	47,4	Juillet	37,5	62,5
Janvier 1971	55,0	45,0	Août	49,2	50,8
Février	50,0	50,0	Septembre	65,6	34,4
Mars	47,4	52,6	Octobre	38,7	61,3

Moyenne % ♂ ± Sm = 49,9 ± 2,0

Tabl. 55 : Evolution de la sex-ratio chez *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu - *Fucus spiralis*), du 17/9/70 au 21/10/71.

Si l'on considère les variations de la sex-ratio en fonction de l'âge des individus (Fig. 79), on note que quelle que soit la classe d'âge des sujets, l'égalité numérique des sexes est pratiquement respectée avec, toutefois une légère dominance des femelles pour les individus les plus vieux, phénomène dû à leur longévité plus grande.



Années	Classes	h en mm
	1	[10-11[
1ère	2	[11-12[
	3	[12-13[
	4	[13-14[
	5	[14-15[
2ème	6	[15-16[
	7	[16-17[
	8	[17-18[
	9	[18-19[
3ème	10	[19-20[
	11	[20-21[
4ème	12	[21-22[

Fig. 79 - Variations de la sex-ratio en fonction de l'âge chez *Littorina littorea* (L.) (mode semi-battu - *Fucus spiralis*).

3) Cycle reproducteur.

Chez *Littorina littorea*, il existe un cycle annuel qui se manifeste par des variations des états de la gonade et du tractus génital. Selon PELSENEER (1926), le pénis est bien développé chez les mâles ayant une coquille haute d'au moins 13 mm, tandis que les ovules sont déjà nettement reconnaissables dans la glande génitale des femelles dont la taille n'est que de 8 mm. Chez cette espèce, la maturité sexuelle est atteinte à l'âge de un an pour TATTERSALL (1920) , 18 mois (h = 11,5 - 12 mm) pour WILLIAMS (1964) et 18 mois (h = 12 mm) pour COUSIN (1971). A Penvins, comme nous l'avons démontré antérieurement, les femelles se différencient et sont matures avant les mâles ; *Littorina littorea* est mature pour une hauteur de coquille h > 11,4 mm chez le mâle (âge : 18 mois) et pour h > 10,6 mm chez la femelle (âge : 16 mois), cette maturité sexuelle s'effectuant lors du second hiver de l'existence des individus . La période de reproduction s'étale d'octobre à avril avec un maximum en janvier, février et avril.

Frappés par le synchronisme étroit qui existe entre les états de la gonade et le développement du tractus génital au cours du cycle sexuel, de nombreux auteurs ont fait état de liens humoraux directs entre ces deux organes .

Ainsi, LINKE (1933, 1934) note, chez *Littorina littorea*, d'importants phénomènes de régression de l'appareil reproducteur en saison de repos sexuel et émet l'hypothèse d'un contrôle endocrine de la gonade sur le tractus génital et, en particulier, sur le pénis . De plus, cet auteur observe la disparition du pénis chez tous les mâles soumis au jeûne pendant 5 à 6 semaines . De même, GRAHAME (1969) constate, en mai-juin, des mâles dont le pénis détaché se retrouve au fond des récipients d'élevage ou à l'intérieur de la cavité palléale. LE BRETON (1970) montre que chez cette espèce gonochorique, le cycle du tractus génital est normalement synchrone de celui de la gonade . Après la période de reproduction, le pénis ne régresse pas, mais tombe, par nécrose de la région d'insertion sur la partie latérale du cou, puis repousse en mettant près de six mois pour atteindre sa taille maximale. De plus, le jeûne,selon cet auteur, n'entraîne pas la disparition du pénis, ni sa réédification. Enfin, après de nombreuses recherches endocrinologiques, il est démontré que l'évolution du pénis au cours du cycle annuel est en fait indépendante,bien que synchrone, des divers états de la gonade ; le pénis est édifié, chez le mâle, grâce à l'action d'une substance de nature hormonale libérée au niveau du tentacule oculaire droit et des ganglions pédieux ,et véhiculée par l'hémolymphe (STREIFF et LE BRETON, 1970 ; LE GALL et STREIFF,1974). De même, la chute du pénis serait provoquée par l'intervention d'un agent dédifférenciateur émis par le système nerveux central comme c'est le cas chez *Calyptraea sinensis* (L.) (STREIFF, 1966) et *Crepidula fornicata* (L.) (LUBET et STREIFF, 1969 ; SILBERZAHN, STREIFF, LE BRETON et LUBET, 1969).

A Penvins, chez la population d'adultes matures de *Littorina littorea*, on distingue trois étapes successives dans le cycle annuel :

- *une phase évolutive*, de fin août à fin septembre, aboutissant à la restauration de la gonade (♂ : jaune-gris verdâtre ; ♀ rose-violacé);
- *une phase de reproduction* d'octobre à avril, caractérisée par une gonade active;
- *une phase involutive* de mai à juillet inclus, marquée par la régression de la gonade et la chute du pénis chez le mâle.

COUSIN (1971) a déjà observé le même phénomène pour une population de Luc-sur-Mer (Calvados) . Si l'on considère uniquement l'évolution de l'effectif des mâles au cours de l'année (Fig. 80 et 81), on constate qu'il existe un repos sexuel de mai à août . Le pénis tombe à partir de la mi-avril jusqu'à mi-mai, puis repousse dans le mois qui suit. Il nous a été possible de trouver le pénis détaché dans la cavité palléale de quelques-uns de nos sujets.

Il est bien évident que certains individus matures, en nombre très restreint, présentent un pénis réduit de type ♂ PP, en période d'activité sexuelle ; ce phénomène étant dû probablement au parasitisme qui freine ou même bloque la croissance du pénis comme l'a montré LE BRETON (1970).

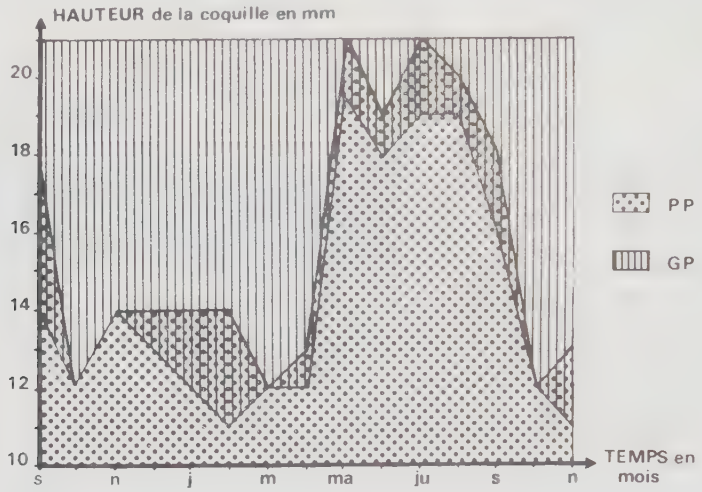


Fig. 80 - Evolution du pénis chez *Littorina littorea*, mâle, au cours de la période du 19/9/70 au 18/11/71 . (mode semi-battu - *Fucus spiralis*).
(Le recouvrement entre les deux types d'états signifie que dans cet intervalle de hauteur de coquille, on trouve pour une taille donnée, les deux états).

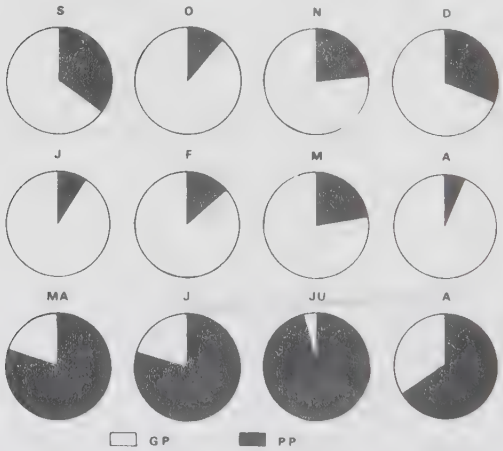


Fig. 81 - Evolution de la maturité sexuelle chez *Littorina littorea*, adulte mâle, au cours d'une année (mode semi-battu - *Fucus spiralis*) , du 17/9/70 au 9/8/71).
(Pour le mois de mai, ♂ PP comprend à la fois les mâles à petit pénis (♂ PP) et ceux qui ont perdu leur pénis).

Enfin certains facteurs abiotiques du milieu tels le mode, le courant,etc... peuvent avoir une action sur le cycle sexuel. Ainsi FISH (1972) constate que les individus de *Littorina littorea* vivant dans les estuaires sont plus précocement matures, sans doute à cause de la richesse du milieu.

4) Rythme d'activité et activité motrice.

On sait que l'habituation aux températures comprises entre 5°C et 6°C, allonge la survie de *Littorina littorea*, tandis que celle aux températures supérieures à 21°C, provoque une légère élévation de la température létale. Le processus s'accomplit par augmentation de la tolérance à la chaleur des individus les moins résistants. Ainsi, l'augmentation de la température de l'eau de mer au début de l'été suffit à élever la tolérance thermique, de sorte que des températures anormalement élevées peuvent être tolérées au cours de l'exondation (NEWELL, PYE et AHSANULLAH, 1971).

A Penvins, lors de leur exondation, les divers individus de *Littorina littorea*, inféodés au niveau à *Fucus spiralis*, restent actifs, se nourrissent et se déplacent seulement si les conditions hygrothermiques du milieu sont favorables . Ainsi, plus le taux d'humidité est élevé et plus les bigorneaux restent actifs longtemps à marée basse. Quand les conditions deviennent défavorables, ils ferment leur opercule et se retranchent le plus souvent sous les galets et les blocs, ou sur les rochers cachés par les Fucacées, ou enfin, mais rarement,dans des cuvettes intertidales contenant de l'eau de mer.

Quant aux formes juvéniles, elles se trouvent presque toujours réfugiées, à marée basse, sous les blocs et les galets, là ou règne une humidité importante . Elles sont plus abondantes aux niveaux inférieurs (*Fucus vesiculosus*) qu'aux niveaux supérieurs où se trouvent les adultes (*Fucus spiralis*). Selon DEXTER (1943), sur la côte du Massachusetts (U.S.A.), pendant la période de vive eau, de nombreux jeunes individus de *Littorina littorea* grimpent vers les rochers et les couvrent littéralement , entre les niveaux P.M. V.E. et P.M.M.E. ; cette phase terminée, ils redescendent plus bas. A Penvins, nous n'avons pas eu l'occasion d'observer un tel phénomène. Quel que soit leur âge, les divers individus de *Littorina littorea* ouvrent leur opercule et deviennent actifs lors de la marée montante, dès que l'eau de mer les recouvre.

5) Homing.

Afin de savoir si *Littorina littorea* adulte est inféodé à un niveau bien défini, nous avons procédé à des marquages d'individus, en mode semi-battu et au niveau à *Fucus spiralis*, en pratiquant une encoche dans le péristome de la coquille n'atteignant pas le niveau de l'opercule.

Nous rappelerons ici nos expériences antérieures, effectuées en 1966, sur des déplacements de population, dans leur biotope naturel, avec des individus marqués.

Expérience 1 : Une population homogène de 60 individus de *Littorina littorea*, marqués le 8 février 1966, a pu être suivie pendant presque 2 mois. Tous les 15 jours, elle a été retrouvée dans le même endroit. Au cours de cette période, il n'a été observé qu'un seul cas de mortalité, la coquille vide ayant été retrouvée à quelques mètres du rocher.

Expérience 2 : Le 24 mars, 60 *Littorina littorea* marqués sont déplacés et reportés à une distance de 5 mètres de leur lieu de capture, au même niveau. Quinze jours plus tard, 52 individus ont regagné leur espace initial, 6 sont restés à leur nouveau gîte et 2 ont disparu.

Expérience 3 : Le 22 avril, un lot de 60 *Littorina littorea* marqués est prélevé de sa place habituelle et remis à une distance de 20 mètres en contre-bas du rocher, selon une direction oblique. La pente est très forte (80 %) et la dénivellation entre le premier gîte et le second est de 3 mètres environ. Le 5 mai, 42 individus sont retrouvés en train de progresser vers leur rocher initial et deux en sont déjà à moins de 2 mètres. Quinze jours plus tard, 36 *Littorina littorea* progressent encore et 3 d'entre eux ont regagné leur point de départ. Le 5 juin, la quasi-totalité des individus retrouvés (28/60) a rejoint le gîte initial. Signalons que cette progression s'est toujours effectuée par le chemin le plus direct, c'est-à-dire obliquement (Pl. IX).

Expérience 4 : Nous avons pu suivre à nouveau cette dernière population de 28 individus jusqu'à la fin juin. Elle évoluait toujours dans le même biotope . Après cette date, nous y avons retrouvé quelques individus, mais nombre d'entre eux avaient disparu, conséquence d'un tourisme important à cette saison.

De ces diverses expériences, nous pouvons dégager les conclusions suivantes :

-- Dans notre région, *Littorina littorea* (L.) adulte semble vivre à un niveau algal bien défini, correspondant à celui du *Fucus spiralis*, en mode semi-battu.

-- La population des Littorines observées évolue toujours dans une aire ayant la forme d'une ellipse dont le grand axe, parallèle au niveau de la mer, mesure 3,50 mètres et dont le petit axe n'a que 2 mètres. On peut conclure qu'une population de *Littorina littorea* possède un espace vital bien défini et relativement restreint, du moins en mode semi-battu.

Site de l'expérience de retour au gîte ou "homing" chez *Littorina littorea* (L.) adulte (niveau *Fucus spiralis* ; mode semi-battu).

— Des individus déportés à un même niveau ou à un niveau inférieur, sont capables de revenir à leur emplacement initial. Cela permet de dire que *Littorina littorea* adulte est pourvu d'un sens du retour au gîte ou "homing" (DAGUZAN, 1966).

6) Distribution spatiale .

Au début de son exondation, la population de *Littorina littorea* montre une distribution dite au hasard ; les divers individus se trouvent çà et là, quelquefois en groupes de 2 à 5 sujets. Dès que les conditions du milieu deviennent défavorables, les bigorneaux se regroupent par petites populations sous les *Fucus*, les blocs et les galets, le mode de distribution spatiale passant au type en agrégats. *Littorina littorea* serait susceptible de sécréter une ou plusieurs substances capables d'attirer d'autres individus de la même espèce (DINTER et MANOS, 1972). Nous pensons plutôt que le groupement des individus permet de créer entre eux un micro-climat favorable à leur survie.

Grâce à des élevages réalisés en aquariums à circuit d'eau de mer fermé, on remarque que *Littorina littorea*, en immersion, est actif, se nourrit, se déplace et se répartit au hasard.

7) Influence du mode sur l'écologie.

L'écologie des adultes de *Littorina littorea* varie selon la latitude et la localité (Tabl. 56) . Il semble que certains auteurs ne se soient pas suffisamment attachés au concept écologique du mode pour définir le biotope préférentiel de cette espèce.

A Penvins, l'écologie de cette espèce dépend essentiellement du mode (Tabl. 57). Notre étude écologique nous permet de penser que plus le mode est battu, plus *Littorina littorea* se trouve à un niveau élevé ; alors qu'en mode abrité, au contraire, il peut vivre assez bas jusqu'au niveau à *Fucus vesiculosus* .

Localités	Biotope à *L. littorea* adulte	Auteurs
WIMEREUX (Pas-de-Calais) France	*Fucus spiralis*	BOHN (1905)
St.VAAST-LA-HOUGUE (Manche) France	*Fucus serratus*	DOLLFUS (1914)
ARDFRY (Eire)	*Fucus serratus*-Laminaires	TATTERSALL (1920)
PLYMOUTH (Angleterre)	Niveau mi-marée à niveau P.M.M.E.	ORTON (1929)
PLYMOUTH (Angl.)	Niveau P.M.M.E.	COLMAN (1933)
PLYMOUTH (Angl.)	Mode abrité : niveau P.M.M.E.	EVANS (1947)
WHITSTABLE (Angleterre)	Niveau P.M.M.E. à niveau B.M.V.E.	SMITH et NEWELL (1955)
BAIE DE CARDIGAN (Pays-de-Galles)	Niveau P.M.M.E.	EVANS (1947)
(Ecosse)	*P. canaliculata* - *F. spiralis*	LEWIS et POWELL (1960)
(Anglesey)	Niveau P.M.M.E. à niveau B.M.M.E.	LEWIS (1953)

Tabl. 56 : Ecologie de *Littorina littorea* (L.), adulte, en Europe occidentale, selon divers auteurs.

Mode	Biotope préférentiel de *Littorina littorea*
battu	*Pelvetia canaliculata* - *Fucus spiralis*
semi-battu	*Fucus spiralis*
abrité	*Fucus spiralis* - *Fucus vesiculosus* -*Ascophyllum nodosum.*

Tabl. 57 : Ecologie de *Littorina littorea* (L.) selon le mode, à Penvins.

Il faut noter également que le maximum d'individus de cette espèce ayant une coquille de plus de 20 mm de hauteur, se trouve en mode abrité, lequel leur est donc probablement préférentiel (Tabl. 58) (1).

Hauteur de la coquille (h) en mm.	Modes		
	battu	semi-battu	abrité
20	6 %	8 %	20 %
21	3 %	5 %	14 %
22	1 %	3 %	8 %
23	0 %	1 %	3 %
24	0 %	0 %	1 %
25	0 %	0 %	0,3 %

Tabl. 58 : Importance des individus les plus grands de *Littorina littorea* (L.) selon le mode, à Penvins.

8) Structure et évolution démographiques.

Au cours de nos prospections sur la pointe rocheuse de Penvins, durant trois années consécutives, des prélèvements ont été effectués sur une surface de 2.500 cm^2 (soit 50cm x 50cm), en mode semi-battu, au niveau à *Fucus spiralis* , représentant le biotope préférentiel de *Littorina littorea*.

Parmi cette population, il est possible de suivre les effectifs respectifs des mâles, femelles et jeunes au cours de l'année (Fig. 82). Ainsi, la population juvénile (h < 9mm, âge < 14 mois environ) est surtout importante en novembre-décembre (52 à 70 %), puis de mai à août (50 à 60 %).

Les formes juvéniles au stade 3-4 mm de hauteur de coquille sont récoltées, sous les galets et les blocs, par vagues successives (octobre - novembre - décembre, février - mars, mai-juin) (Fig. 83) . Ce phénomène s'explique facilement par le fait qu'à Penvins, la période de reproduction s'étale d'octobre à avril et que selon SMITH et NEWELL (1955), les jeunes *Littorina littorea* ayant une coquille de 0,25 à 0,50 mm de hauteur, tombent au fond de la mer et restent en-dessous du niveau des basses mers jusqu'à ce que leur taille soit assez importante (h > 0,5 - 3 mm) afin de pouvoir affronter les courants et l'assaut des vagues pour rejoindre le biotope des adultes.

(1) Il faut signaler que le parasitisme, bien connu chez les Littorines, peut engendrer également une croissance anormale de la coquille.

Bien que *Littorina littorea* ait une espérance de vie de 5 à 6 ans environ, sa longévité peut être réduite par le parasitisme dû surtout à des Cercaires de Trématodes, et par la prédation humaine. A Penvins, cette dernière est importante pour les individus âgés, lors des grandes marées printanières ou automnales et au cours de la saison estivale, mais surtout en mode abrité où les bigorneaux atteignent des tailles plus grandes qu'en mode semi-battu.

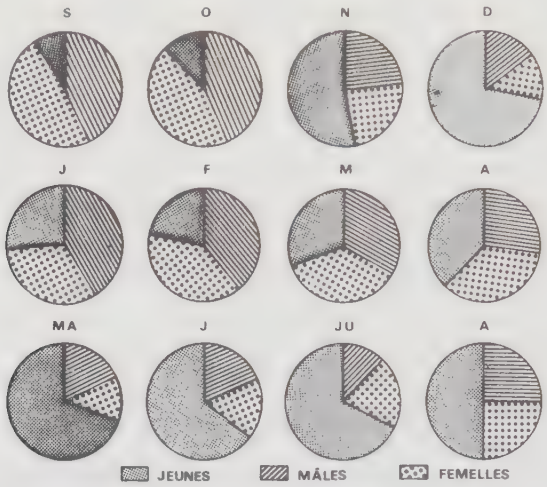


Fig. 82 - Répartition entre individus immatures et individus différenciés sexuellement au sein de la population de *Littorina littorea* (L.), au cours de la période du 17/9/70 au 9/8/71 (mode semi-battu - *Fucus spiralis*).

9) Migration des jeunes.

SMITH et NEWELL (1955) ont effectué une étude sur les migrations des jeunes *Littorina littorea*, dans la Baie de Whistable (Angleterre), et montré que les formes juvéniles, situées au niveau des basses-mers et ayant 2,5 à 3 mm de hauteur de coquille, peuplent d'abord les niveaux bas, puis s'élèvent ; au bout d'un an se trouve ainsi établie une distribution verticale qui ne change pas pendant la seconde et la troisième année de la vie.

A Penvins, pour étudier cette migration éventuelle de *Littorina littorea* jeune, vers les hauts niveaux où se trouvent les adultes, tous les mois, durant trois années consécutives, nous avons effectué, en plus des prélèvements précédents et aux mêmes dates, des récoltes sur une surface de 2 500 cm^2 (50cm x 50cm) au niveau du *Fucus vesiculosus* (mode semi-battu) et au niveau moulière-*Fucus vesiculosus* (mode battu - rocher du Tourc'h).

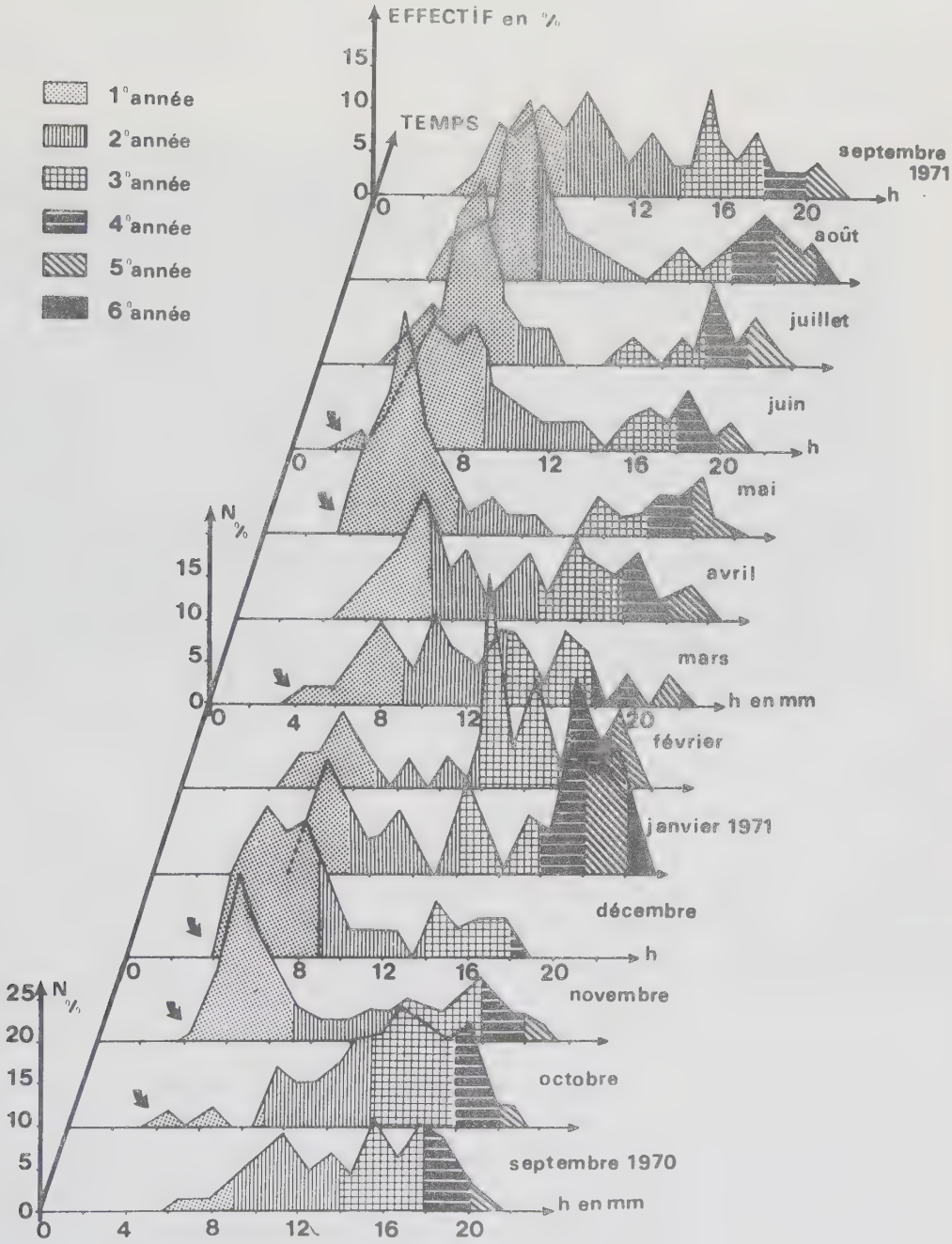


Fig. 83 - Evolution de la population de *Littorina littorea* (L.) au cours d'une année. (mode semi-battu - *Fucus spiralis*).

Tout d'abord, on constate que le nombre des très jeunes individus (h < 5 mm) est relativement important à Penvins, puisqu'il représente environ 3,5 à 27,3 % de la population totale selon le mode considéré et le niveau , alors qu'à Whitstable (Angleterre) il n'est que 0,5 % (SMITH et NEWELL,1955) (Tabl. 59).

Hauteur de la coquille (h) en mm.	PENVINS (Morbihan) "Présent travail"			WHITSTABLE (Angleterre) SMITH et NEWELL (1955)
	Niveau moulière (battu)	Niveau *F. vesiculosus* (semi-battu)	Niveau *F. spiralis* (semi-battu)	
[2-3[	1,1 %	0 %	0 %	0,01 %
[3-4[	6,8 %	0,9 %	0,4 %	0,1 %
[4-5[	19,4 %	3,0 %	3,1 %	0,3 %

Tabl. 59 : Importance des jeunes *Littorina littorea* (L.) ayant une hauteur de coquille h < 5 mm pour les populations étudiées en différents modes et niveaux à Penvins. (1970-1973)

Le nombre élevé de jeunes Littorines (h < 5 mm) au niveau de la moulière (Pl. X) peut s'expliquer par la présence des moules dont tous les byssus joueraient le rôle de filtre et retiendraient donc beaucoup plus d'individus. Si on analyse la population de *Littorina littorea* inféodée à la moulière (Fig. 84), on note qu'elle est surtout composée d'individus de première année (77,9 %). Les plus jeunes individus (h < 4 mm) y apparaissent en juillet, août, septembre et décembre,puis avril. Les sujets de 2ème année, en nombre relativement élevé d'avril à juillet, disparaissent par la suite : leur taille étant assez petite (h > 14 mm), ce phénomène ne peut être dû à la prédation humaine.

En considérant la population située au niveau à *Fucus vesiculosus* (mode semi-battu) (Fig. 85), on remarque que les individus de 1ère année sont beaucoup moins nombreux que sur la moulière (44,1 %) et qu'il existe, au cours des différents mois de l'année, des sujets âgés de 1 à 5 ans . Les plus petits bigorneaux (h < 4 mm) y arrivent en août, septembre, novembre et décembre,puis en avril, donc sensiblement aux mêmes dates que pour la population de la moulière.

Jeunes individus de *Littorina littorea* (L.) (niveau moulière ; mode battu).

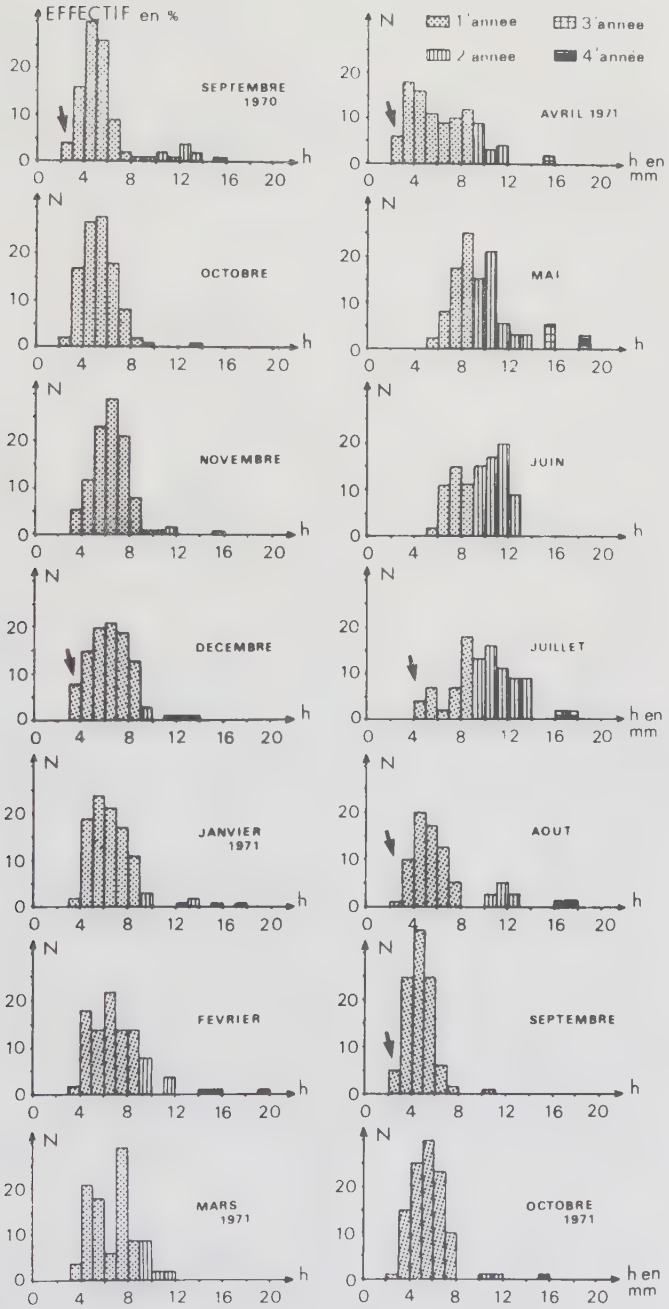


Fig. 84 - Evolution de la population de *Littorina littorea* (L.) au niveau de la moulière (mode battu), au cours de la période du 17/9/70 au 21/10/71.

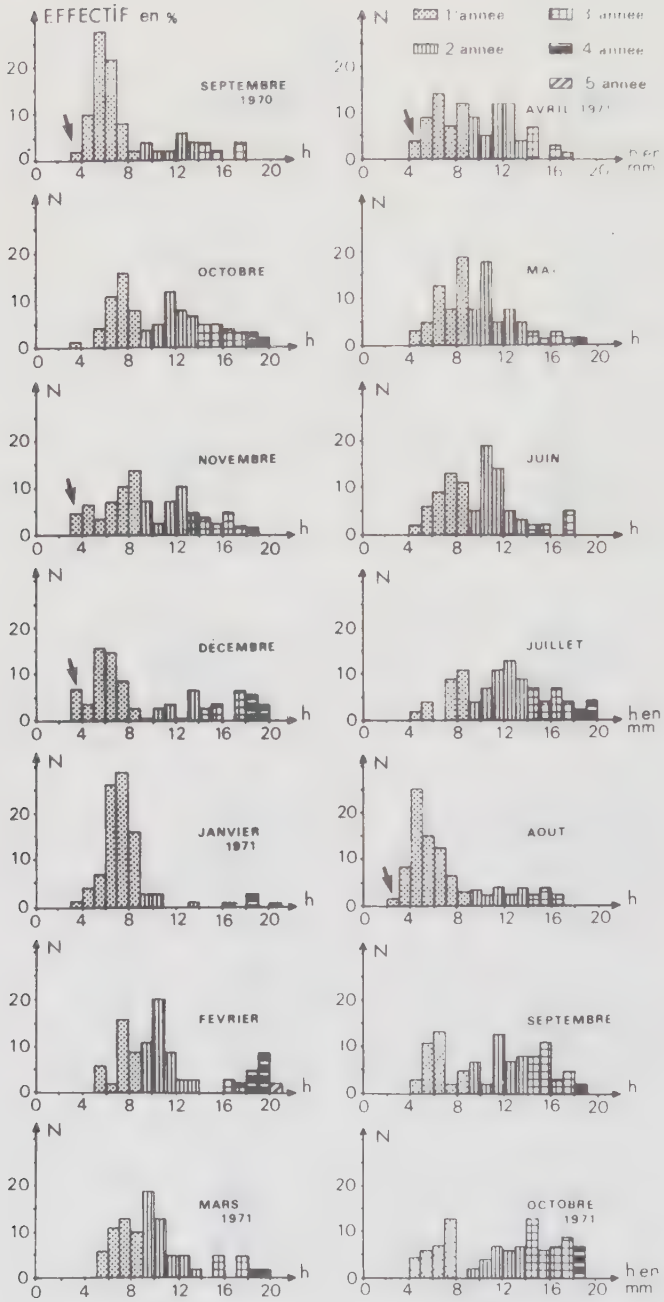


Fig. 85 - Evolution de la population de *Littorina littorea* (L.) au niveau du *Fucus vesiculosus* (mode semi-battu), au cours de la période du 19/9/70 au 21/10/71.

L'analyse des trois populations de *Littorina littorea* étudiées (Tabl. 60) montre que les jeunes sont inféodés généralement à des niveaux plus inférieurs que les adultes.

Etat des individus	Niveau moulière (mode battu)	Niveau *Fucus vesiculosus* (mode semi-battu)	Niveau *Fucus spiralis* (mode semi-battu)
Jeunes en %	83,6	49,9	43,5
Adultes mâles en %	6,7	24,9	28,1
Adultes femelles en %	9,7	25,2	28,4
Individus de 1ère année en %	77,9	44,1	36,9
Individus de 2ème année en %	19,7	34,6	24,9
Individus de 3ème année en %	2,2	16,5	22,3
Individus de 4ème année en %	0,2	4,4	9,9
Individus de 5ème année en %	0,0	0,4	6,0

Tabl. 60 : Analyse de trois populations de *Littorina littorea* (L.) en fonction du mode et du niveau cotidal, au cours de la période du 17/9/70 au 21/10/71.

De plus, grâce au marquage de nombreux individus d'une part, et à l'analyse de populations de *Littorina littorea* à divers niveaux cotidaux d'autre part, nous avons pu mettre en évidence le fait que la migration des jeunes ne se fait pas d'une façon continue, depuis les bas niveaux vers le haut du rocher, mais plutôt par vagues successives. Ce processus semble bien expliquer pourquoi les densités de *Littorina littorea*, au niveau de la moulière et du *Fucus vesiculosus* (mode semi-battu) restent constantes durant plusieurs mois. La figure 86 montre qu'il existe réellement une migration des jeunes vers le biotope des adultes.

Ainsi, on peut penser que les jeunes individus de *Littorina littorea* ayant une coquille de 0,25 mm à 0,50 mm de hauteur, tombent au fond de la mer et sont capables de ramper, mais ont le maximum de chance de survie dans les endroits où le courant est nul, et en particulier juste en dessous du niveau des basses-mers de vive-eau (B.M.V.E.). Ils séjournent là jusqu'à ce qu'ils atteignent une taille de 2,5 à 3 mm. Puis, lors de grandes marées de vive-eau, à marée haute ,ils

sont entraînés par les courants vers les niveaux moyens à *Fucus vesiculosus* (mi-marée), quel que soit le mode. La turbulence des eaux étant particulièrement importante en mode battu, les jeunes se réfugient dans la moulière, cachés entre les byssus des moules, dans les balanes vides ou dans les anfractuosités du rocher. En mode semi-battu, ils s'abritent sous les blocs situés parmi le *Fucus vesiculosus*. A ces niveaux, ils poursuivent leur croissance et, par vagues successives à marée haute, graduellement, rejoignent les adultes inféodés au *Fucus spiralis* du mode correspondant.

Pour séduisante qu'elle soit et bien qu'étayée par le fait que nous n'avons jamais recueilli à marée basse, même par grattage, puis observation au stéréomicroscope, de jeunes *Littorina littorea* entre le niveau de la basse-mer de vive-eau (B.M.V.E.) et la moulière (mode battu) ou le *Fucus vesiculosus* (mode semi-battu), cette hypothèse ne doit être considérée que comme un essai d'interprétation.

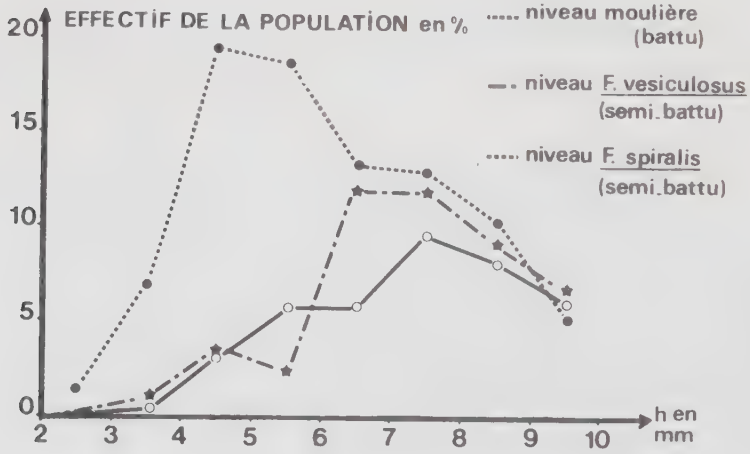


Fig. 86 - Polygônes de fréquences des individus ayant une hauteur de coquille h < 10 mm et appartenant à trois populations de *Littorina littorea* (L.), vivant dans des biotopes différents (période du 17/9/70 au 21/10/71).

E - DONNEES AUTO-ECOLOGIQUES, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE POPULATIONS DE *LITTORINA LITTORALIS* (L.)

Il existe peu de travaux relatifs à l'écologie de *Littorina littoralis* ; ce sont les recherches de DAUTZEMBERG et FISCHER H. (1915), BARKMAN (1955) VAN DONGEN (1956) et surtout SACCHI (1961, 1963, 1967, 1969).

1) Cycle biologique.

L'espèce médio-littorale *Littorina littoralis* qui présente un polychromatisme important (SACCHI, 1961, 1963) est ovipare et dépose sa ponte (Fig. 87 A) sur les frondes de *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum* et plus rarement de *Fucus serratus* . La femelle émet ses oeufs, en général, la nuit et quelques heures après l'accouplement. La ponte se présente sous la forme d'une lame incurvée, réniforme, bordée d'une gelée et renfermant de nombreux oeufs . La gelée périphérique protège les oeufs à la fois de la dessication et de l'infection (LINKE, 1933 ; LEBOUR, 1937) . La ponte de *Littorina littoralis* peut être confondue quelquefois avec celle d'une espèce proche *Lacuna pallidula* (Da Costa)qu'on trouve également au même niveau (Fig. 87 B), mais la distinction est aisée, d'une part grâce à la forme, et d'autre part par le fait que la gelée, périphérique chez *Littorina littoralis*, n'existe pas en général chez *Lacuna pallidula* (HERTLING et ANKEL, 1927).

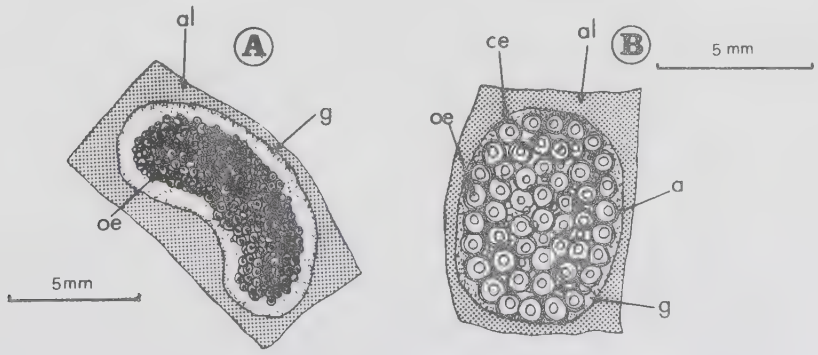


Fig. 87 - Pontes de *Littorina littoralis* (L.) (A) et de *Lacuna pallidula* (Da Costa)(B),selon FRETTER et GRAHAM, 1962.

Le nombre d'oeufs contenus dans la ponte varie selon les localités et les auteurs : PELSENEER (1911) : 110-125, HERTLING et ANKEL (1927) : 60-140, THORSON (1946) : 13, FRETTER et GRAHAM (1962) : 90-150 . A Penvins, nous avons dénombré de 65 à 150 oeufs environ par ponte . Chaque oeuf, comprenant de

l'albumen et une coque externe, va donner naissance à une larve véligère. Au bout de trois semaines environ, quand l'albumen a disparu, la larve véligère rampe le long de la coque externe, perd son velum, et grâce à sa radula perce un trou par où elle s'échappe (DELSMAN, 1914 ; PELSENEER, 1935). Les jeunes individus libérés (h = 0,50 mm environ) se réfugient alors parmi les Fucacées au voisinage des adultes.

2) Sex-ratio.

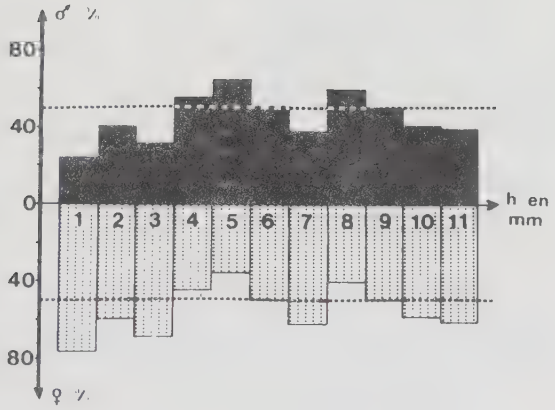
A Penvins, la population de *Littorina littoralis* étudiée montre une sex-ratio S.R. ♂/♀ = 1 : 1 présentant des variations plus ou moins régulières selon les mois (Tabl. 61) . Si l'égalité numérique des sexes de *Littorina littoralis* semble exister à Penvins, ce n'est pas le cas général. Ainsi, PELSENEER (1925),à Wimereux (Pas de Calais),trouve un rapport des sexes en faveur des femelles (♂ : 43 % ; ♀ 57 %) ; TOOD (1964),en Angleterre,enregistre, été comme hiver,l'égalité numérique des sexes (♂ : 50 % ; ♀ 50 %) ; SACCHI (1963, 1964, 1966) note respectivement,à Roscoff (Finistère) : ♂ : 50,2 % ; ♀ 49,8 % , à Ria de Vigo (Espagne): ♂ : 48,1 % ; ♀ 51,9 %, et à Plymouth (Angleterre): ♂ : 47,8 %; ♀ : 52,2 %. Enfin SACCHI (1967),à la suite d'observations effectuées à Roscoff dans cinq stations orientées et exposées différemment aux vagues, affirme que le rapport des sexes ne varie pas d'une manière significative au cours de l'année, et qu'il est toujours légèrement en faveur des femelles. Par contre, à l'intérieur des classes chromatiques principales (ou variétés), on trouve, en revanche, une différence significative de la proportion des sexes. Ainsi, chez la variété *"citrina"* (♂ : 40 % ; ♀ : 60 %), le nombre de mâles, quelle que soit la saison , est toujours plus faible que chez *"Olivacea"* (♂ : 46,5 % ; ♀ :53,5 %) et *"reticulata"* (♂ : 43,4 % ; ♀ : 56,6 %).

Mois	% ♂	% ♀	Mois	% ♂	% ♀
Octobre 1970	35,4	64,6	Avril 1971	42,1	57,9
Novembre	48,7	51,3	Mai	50,0	50,0
Décembre	55,2	44,8	Juin	52,7	47,3
Janvier 1971	39,0	61,0	Juillet	31,4	68,6
Février	54,1	45,9	Septembre	63,0	37,0

Moyenne % ♂ ± S_m = 48,4 ± 1,8 %

Tabl. 61 : Evolution de la sex-ratio chez *Littorina littoralis* (L.) (mode semi-battu - *Fucus vesiculosus*) (15/10/70 au 20/9/71).

La proportion des sexes varie légèrement selon l'âge (Fig. 88) avec une dominance sensible des femelles parmi les jeunes individus de première année. Ce phénomène est peut être dû au fait que les deux sexes n'ont pas exactement le même genre de vie ou que les représentants d'un des sexes se cachent plus que ceux de l'autre (PELSENEER, 1925).



Années	Classes	h en mm.
1ère	1	[5-6 [
	2	[6-7 [
	3	[7-8 [
2ème	4	[8-9 [
	5	[9-10 [
	6	[10-11 [
	7	[11-12 [
3ème	8	[12-13 [
	9	[13-14 [
	10	[14-15 [
4ème	11	[15-16 [

Fig. 88 - Variations de la sex-ratio en fonction de l'âge chez *Littorina littoralis* (L.) (mode semi-battu - *Fucus vesiculosus*).

3) Cycle reproducteur.

Au cours des nombreuses prospections effectuées à Penvins, nous avons pu observer des pontes de *Littorina littoralis* sur les Fucacées, tout au long de l'année, sauf aux mois d'août et de décembre. Ainsi, cette espèce est donc capable de pondre toute l'année, avec un maximum en février-mars ; comme chez *Littorina littorea*, les femelles se différencient et sont matures avant les mâles (♀ : h > 7,2 mm ; ♂ : h > 8,9 mm) et ont une longévité plus importante. Il ne nous a pas été possible d'observer ni régression de l'appareil génital,ni repos sexuel,

en particulier chez le mâle (Fig. 89 et 90). Les mâles intermédiaires (♂ MP) sont à considérer comme des mâles immatures (♂ PP) en voie de devenir matures (♂ GP).

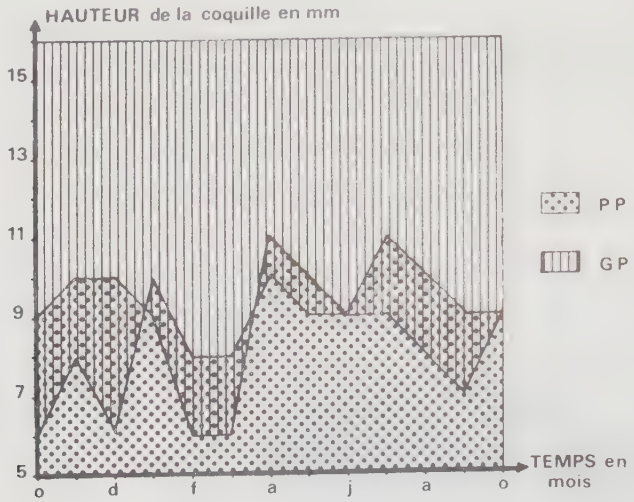


Fig. 89 - Evolution du pénis chez *Littorina littoralis* (L.), mâle, au cours de la période du 15/10/70 au 21/10/71.
(le recouvrement entre les deux types d'états signifie que dans cet intervalle de hauteur de coquille, on trouve, pour une taille donnée, les deux états).

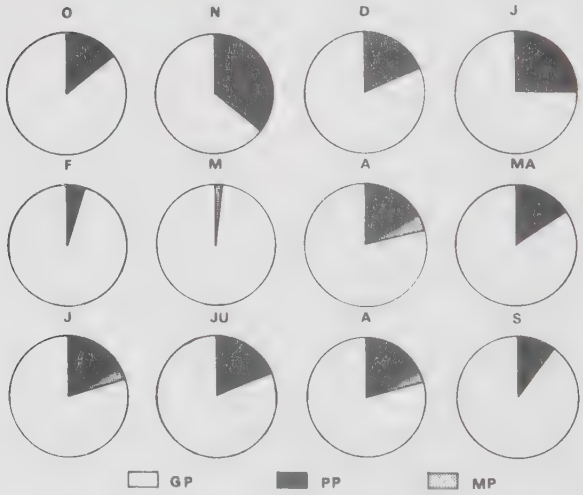


Fig. 90 - Evolution de la maturité sexuelle chez *Littorina littoralis* (L.) adulte mâle, au cours d'une année (15/10/70 au 20/9/71) .

4) Rythme d'activité et activité motrice.

VAN DONGEN (1956) a montré que *Littorina littoralis* a une préférence pour les Fucacées. A Penvins, comme *Littorina saxatilis* et *Littorina littorea*, à marée basse, quand les conditions hygrothermiques sont favorables, les individus de *Littorina littoralis* se déplacent , s'accouplent, se nourrissent, sur les Fucales, en particulier sur *Fucus vesiculosus* et *Ascophyllum nodosum*. Dès que la dessication commence à se faire sentir, les sujets s'abritent à l'intérieur de ces Fucacées, puis ferment leur opercule. Sauf exception, les formes juvéniles restent toujours dans les touffes d'algues et ne rampent à leur surface que très rarement. Quand, à marée montante, l'eau arrive à leur niveau, les divers individus ouvrent leur opercule et deviennent très actifs.

JANSSEN (1960) a montré que chez *Littorina littoralis*, la phototaxie et la géotaxie sont influencées par la température. La géotaxie positive devient négative aux environs de 0°C : la plupart des individus commencent alors à descendre au lieu de monter, pour échapper au gel.

5) Distribution spatiale.

Comme pour *Littorina saxatilis*, quelle que soit la phase de la marée, les divers individus de *Littorina littoralis* montrent un mode de distribution spatiale de type en agrégats . Pour une même touffe d'algues, on trouve, en général, les individus les plus âgés à la périphérie et les juvéniles en son centre. Ce type de distribution est probablement lié au mode de reproduction de l'espèce.

6) Structure et évolution démographiques.

Nous avons effectué, durant deux années consécutives, des prélèvements sur une surface de 2.500 cm^2 (soit 50 cm x 50 cm) au niveau du biotope préférentiel de *Littorina littoralis* (*Fucus vesiculosus* - *Ascophyllum nodosum*) . On sait, selon nos résultats antérieurs, que cette espèce peut vivre 4 ans environ et que les jeunes ne sont capturés que lorsque leur coquille a atteint au moins une hauteur de 2,5 à 3 mm environ . La ponte étant fixée sur les Fucacées, à la suite de leur éclosion, les jeunes individus se réfugient probablement dans les petites lithoclases et il est ainsi difficile de les détecter. Par la suite, quand ils ont atteint une taille suffisante pour résister aux courants (h > 3 mm), ils se trouvent parmi les

touffes d'algues. La reproduction s'étalant tout au long de l'année, ces jeunes sont visibles surtout en octobre, décembre, janvier, avril, mai et juillet (Fig. 91). Enfin, les individus plus âgés ne semblent pas soumis à une prédation particulière ou à un parasitisme important.

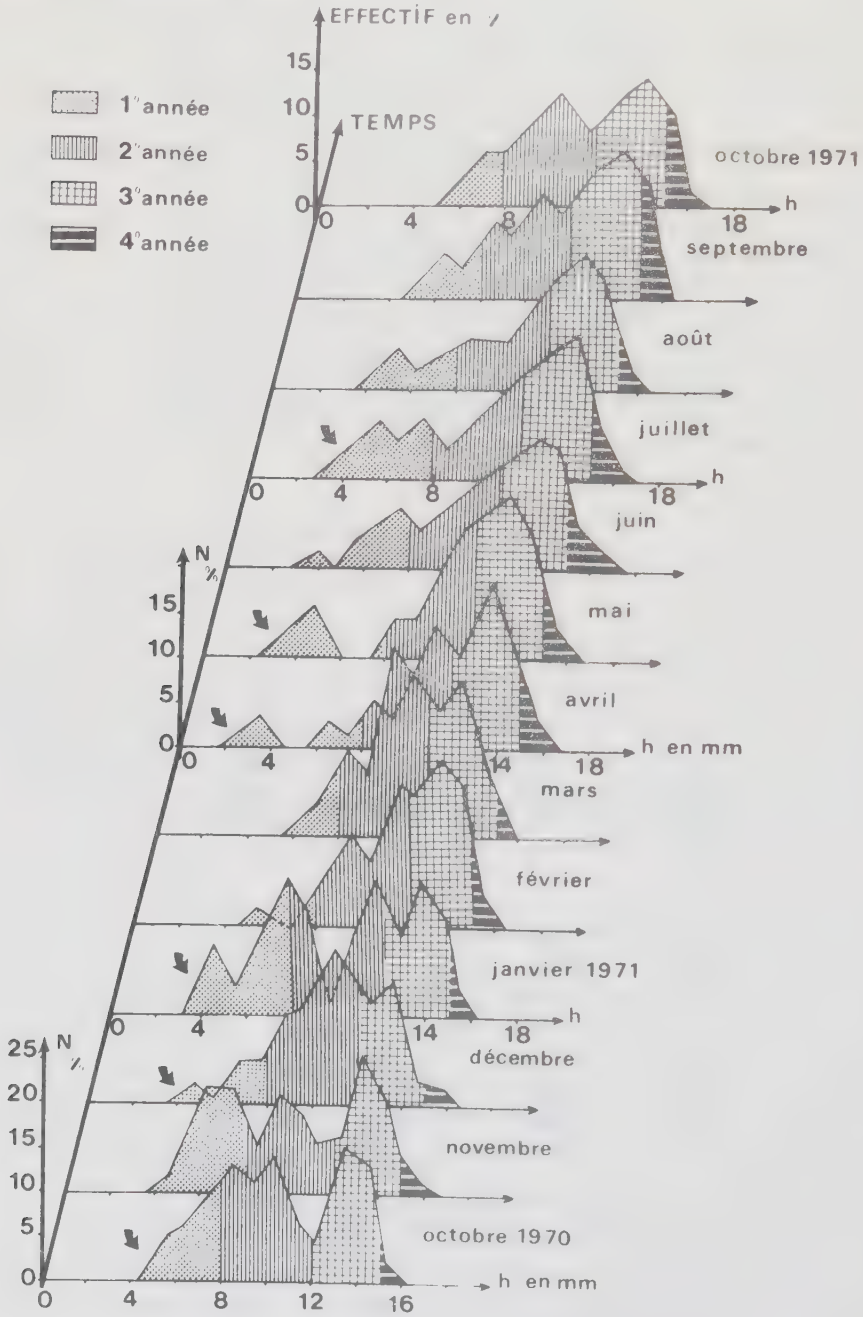


Fig. 91 - Evolution de la population de *Littorina littoralis* (L.) au cours d'une année.

CONCLUSION

Cette étude écologique montre que les diverses espèces de Littorines étudiées présentent une zonation très nette quel que soit le mode considéré. De haut en bas du rocher, on trouve successivement *Littorina neritoides*, *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* . Cette répartition verticale n'est valable qu'en mode battu et semi-battu ; en mode abrité, il y a inversion des deux dernières espèces . La zonation des Littorines est due probablement à un ensemble de facteurs indissociables les uns des autres, mais dont les plus importants sont l'humidité et la température.

Les Littorines médio-littorales (*Littorina saxatilis*, *Littorina littorea*, *Littorina littoralis*) se trouvent, d'une manière cyclique, dans les conditions de la vie terrestre pendant des durées plus ou moins longues selon l'importance de la marée et le niveau cotidal qu'elles occupent ; par contre *Littorina neritoides*, espèce inféodée à l'étage supra-littoral, peut vivre plusieurs jours exposé à l'air, en période de morte eau, jusqu'à ce que la marée atteigne de nouveau son amplitude maximale (marées de vive eau). Ces animaux doivent donc lutter surtout contre une déshydratation plus ou moins élevée et, pour cette raison, ils montrent un certain gradient de résistance à la dessication (LEWIS, 1964) (Tabl.62)

Espèces	Perte d'eau en % du poids initial	% d'eau perdue par jour	% mortalité
L. neritoides	26,0	3,71	0
L. saxatilis	39,7	5,60	8 - 17
L. littorea	37,5	5,35	70
L. littoralis	56,5	8,35	80

Tabl. 62 : Pertes d'eau avec dessication (7 jours à 18°C) chez les Littorines (selon LEWIS,1964)

Comme nous avons pu le mettre en évidence, au facteur humidité est intimement lié celui de la température. Selon l'espèce considérée, les possibilités de résistance aux températures extrêmes sont différentes. Ainsi, en ce qui concerne la chaleur, les diverses Littorines présentent des températures létales qui varient dans le même sens que le niveau cotidal qu'elles occupent (EVANS,1948;

LEWIS, 1964) (Tabl. 63).

Milieu	Valeurs thermiques	*L. neritoides*	*L.saxatilis*	*L. littorea*	*L.littoralis*
AIR	Température en °C provoquant un coma type "chaleur"	40	36-38	32	30-32
	Température létale en °C	42-43 (46,3)	40 (45,0)	42-43 (46,0)	38-39 (44,3)
EAU	Température létale en °C	42	39-41	39	37

Tabl. 63 : Valeurs des températures létales et des températures entraînant un "coma" chez les Littorines (selon LEWIS, 1964).
(les valeurs entre parenthèses correspondent à celles que donne EVANS,1948).

Pour lutter contre la dessication à marée basse, quand les conditions deviennent défavorables, les divers individus s'abritent plus ou moins parmi les algues, dans les lithoclases, et sous les galets, se rétractent dans leur coquille, ferment leur opercule et entrent dans un état de vie ralentie ou quiescence leur permettant de survivre . Les jeunes individus sont plus sensibles aux variations de température et d'humidité que les adultes et exigent, pour cette raison, des conditions hygrothermiques plus strictes.

Les oscillations de la marée se traduisent ainsi dans leur résultante biologique par une alternance régulière d'activité et d'inactivité des Littorines . Cette alternance repose soit sur un véritable rythme endogène des individus, soit sur une simple réponse exogène au phénomène de la marée (SACCHI, 1964). On sait que l'interférence de deux rythmes, l'un diurne (24 heures), l'autre lié à la marée elle-même (12,4 heures) donne naissance à un cycle semi-lunaire de 14,8 jours (NAYLOR, 1958 ; CLOUDSLEY-THOMPSON, 1961). Ainsi, chez *Littorina littorea*, les consommations de l'oxygène dans l'air et dans l'eau s'effectuent selon un certain rythme régulier de type semi-lunaire (SANDEN, STEPHENS et BROWN,1954 ; LEWIS, 1964).

En ce qui concerne le mode de reproduction, *Littorina neritoides* et *Littorina littorea*, espèces ovipares à capsules ovigères pélagiques, sont très proches l'une de l'autre . Elles présentent une période de ponte bien définie dans leur cycle annuel, et leurs jeunes effectuent une migration pour atteindre le

biotope des adultes ; cette migration est importante pour *Littorina littorea*, alors qu'elle ne s'effectue que sur quelques décimètres pour *Littorina neritoides*. Par contre, *Littorina saxatilis* et *Littorina littoralis*, respectivement vivipare et ovipare à ponte fixée sur les Fucacées, sont capables de pondre toute l'année et ne présentent pas de migration des jeunes. Enfin, à Penvins, seul *Littorina littorea* montre un véritable repos sexuel avec régression de la gonade et chute du pénis chez le mâle.

L'égalité numérique des sexes est réalisée chez les Littorines médio-littorales. Seul, *Littorina neritoides* présente une sex-ratio favorable aux femelles S.R. ♂/♀ = 1 : 2 . Cela permet encore là d'isoler cette espèce des autres et de la rapprocher des Prosobranches terrestres.

Au point de vue régime alimentaire, *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* sont des espèces"algophages" ou "détritivores algophages", tandis que *Littorina neritoides* est lichénophage.

En ce qui concerne la respiration, elle est de type branchial chez les diverses espèces de Littorines, mais chez *Littorina neritoides*, en plus, le plafond de la chambre palléale richement vascularisé rappelle de très près les structures du "poumon" des vrais Prosobranches terrestres.

Quelle que soit l'espèce étudiée, toutes présentent une structure de population de type polymodal , due à la succession de diverses cohortes.

Enfin, la zonation des Littorines est due au fait que, si au cours de leur immersion, les individus des différentes espèces se trouvent dans le même milieu, l'eau de mer; à marée basse, chaque espèce ne peut occuper qu'un horizon cotidal donné, correspondant aux conditions optimales et aux variations possibles de température, d'humidité et de résistance à la dessication de chacune d'elles.

Cette étude écologique plus ou moins approfondie des principales espèces de Littorines est la seule, à notre connaissance, qui se rapporte au littoral atlantique français, voire européen.

Ainsi, si l'on essaie de faire un bilan de ces recherches, nous pensons que *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* doivent être considérés comme des espèces amphibiotiques, tandis que *Littorina neritoides*, affranchi presque totalement du milieu aquatique marin dont il ne dépend que périodiquement, peut être admis comme espèce sub-terrestre.

Deuxième partie

RECHERCHES ÉCOPHYSIOLOGIQUES : PROBLÈMES DE L'EAU ET DE L'EXCRÉTION AZOTÉE.

ETAT DE LA QUESTION.

A - DONNEES GENERALES SUR L'EXCRETION AZOTEE CHEZ LES ANIMAUX.

1) Importance des catabolismes nucléique et protidique.

Chez les êtres vivants, la dégradation des substances biogènes aboutit, pour les glucides et les lipides au rejet de gaz carbonique et d'eau ; seule l'excrétion azotée pose des problèmes. On admet, de façon générale, que la dégradation des substances azotées peut aboutir à la formation de trois corps principaux : l'acide urique, l'urée et l'ammoniaque, la nature du catabolite terminal prédominant pouvant être, nous le verrons, sous la dépendance des conditions écologiques. Ces éléments terminaux sont les aboutissements de deux catabolismes bien distincts, le catabolisme nucléique et le catabolisme protidique, ce dernier concernant une masse azotée beaucoup plus importante (FLORKIN et DUCHATEAU, 1943).

Pour de nombreux auteurs, le catabolisme nucléique présente une séquence complète, aboutissant à la formation d'ammoniaque, chez les êtres primitifs (Fig. 92, 93). Nous reviendrons ultérieurement sur la dernière partie de

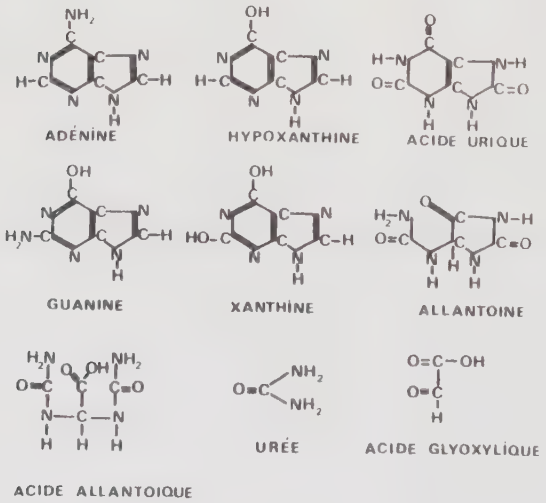


Fig. 92 - Formules chimiques des principaux composés azotés intervenant dans le catabolisme purique.

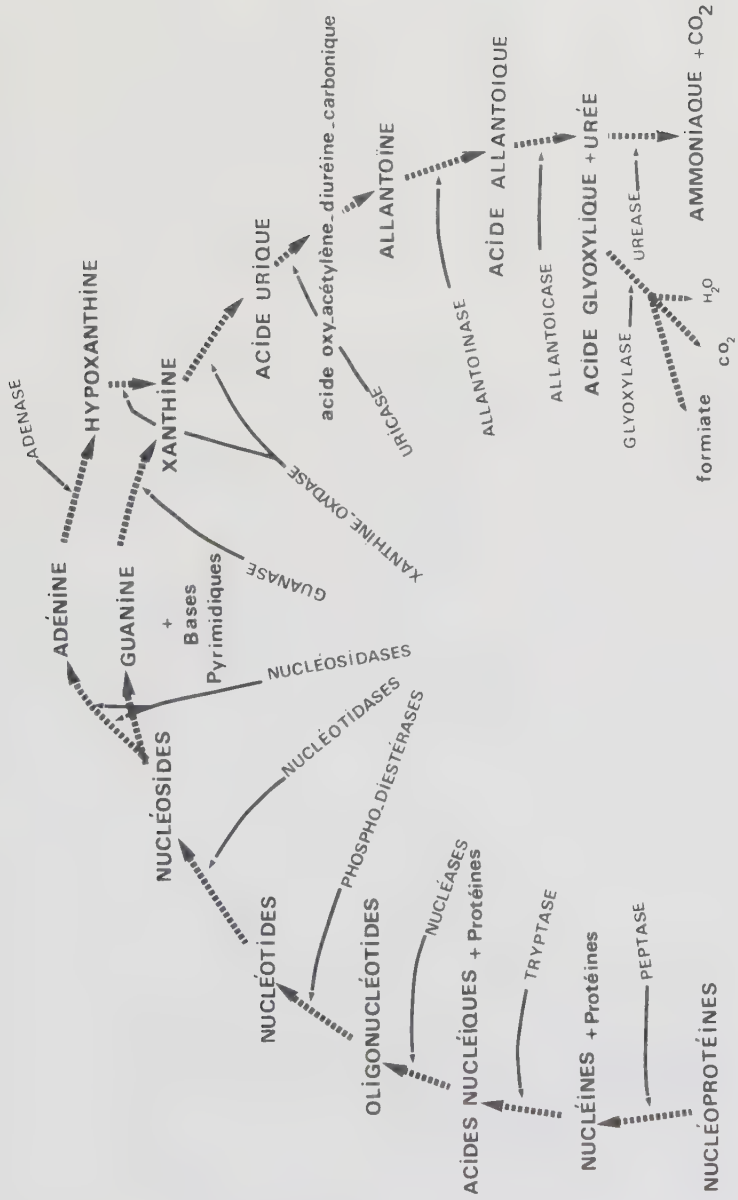


Fig. 93 - Schéma général du catabolisme nucléique.

cette séquence, à savoir l'uricolyse qui part de l'acide urique (trioxy - 2, 6, 8 -purine) et aboutit à l'ammoniaque en passant par l'allantoïne, l'acide allantoïque, l'urée et l'acide glyoxylique, et qui comprend l'action successive des enzymes:uricase, allantoïnase, allantoïcase et uréase.

Le catabolisme protéique amène d'abord une libération d'acides aminés, puis les groupements - NH_2 peuvent avoir diverses destinées (Fig. 94) . Ces groupements - NH_2 peuvent être directement éliminés sous forme d'ammoniaque (ammoniogenèse) ou être combinés à l'acide glutamique en formant de la glutamine qui ultérieurement se scinde en acide glutamique et ammoniaque, ou enfin être entraînés dans le cycle de l'uréogenèse de KREBS et HENSELEIT (1932) et contribuer à la synthèse de l'urée.

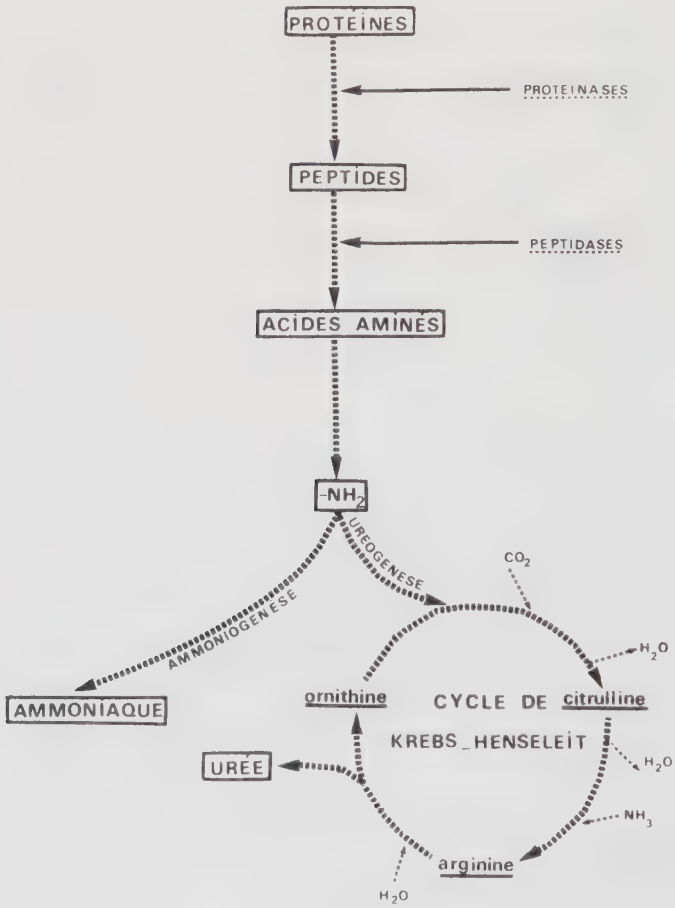


Fig. 94 - Schéma général du catabolisme protéique.

Enfin, on a depuis longtemps admis que les groupements $-NH_2$ peuvent servir de matériaux pour la synthèse des purines, et en particulier, de l'acide urique. Des hypothèses variées ont été formulées pour expliquer les processus de cette synthèse (WIENER, 1902 ; BALDWIN, 1935 ; BRIGHENTI et COLLA , 1940 ; BRICTEUX-GREGOIRE et FLORKIN, 1962). Les modalités en ont été tirées au clair par BUCHANAN (1951) qui a montré comment, chez les Oiseaux, s'effectue à partir des groupements $-NH_2$ et de divers autres substances, la biosynthèse des substances puriques, qui par la voie de l'acide inosinique, aboutit en définitive à la formation d'acide urique. Il est admis actuellement que la biosynthèse des purines s'effectue, quand elle existe, selon ce même schéma, chez tous les animaux (TERROINE, 1960).

FLORKIN et DUCHATEAU (1943) ont affirmé que chez la plupart des êtres vivants, les deux catabolites protidique et nucléique tendent à aboutir au même catabolite (acide urique, urée ou ammoniaque) : loi de convergence .

Les animaux chez lesquels l'acide urique est le catabolite azoté prédominant éliminé directement ou accumulé dans des organes spéciaux, sont dits uricotéliques. Par contre, les espèces chez lesquelles l'acide urique représente un élément transitoire susceptible d'être dégradé par une série plus ou moins longue de réactions enzymatiques, sont dites uricolytiques. Selon la nature du catabolite azoté terminal rejeté, les animaux sont allantoïnotéliques (allantoïne), allantoïcotéliques (acide allantoïque), uréotéliques (urée) ou ammoniotéliques (ammoniaque).

2) Relations entre l'excrétion azotée, l'écologie et la phylogénie.

DELAUNAY (1927, 1931, 1934) considère que, chez les animaux, la nature des catabolites azotés terminaux excrétés est en relation avec l'eau disponible dans le milieu . Pour cet auteur, les animaux aquatiques éliminent de l'ammoniaque, tandis que les organismes devenus terrestres rejettent, soit de l'urée s'ils vivent en milieu humide, soit de l'acide urique s'ils sont adaptés au milieu xérophile.

Pour NEEDHAM (1935), le catabolite azoté formé est sous la dépendance du mode de vie de l'embryon. Si la vie embryonnaire se déroule en milieu aquatique ou semi-aquatique (oeuf non clos), l'azote est rejeté sous forme d'ammoniaque ou d'urée ; si, par contre, l'embryon vit en milieu clos (oeuf cléidoïque) , l'azote est excrété sous forme d'acide urique.

LWOFF (1943), puis FLORKIN et DUCHATEAU (1943)et FLORKIN (1947, 1952, 1965) émettent l'hypothèse qu'il existe une relation étroite entre la phylogénie des animaux et leur excrétion azotée ; plus l'animal est évolué, plus la chaîne enzymatique de l'uricolyse est courte. L'évolution aurait, chez les formes plus différenciées, amené progressivement la perte de ces enzymes à partir du chaînon terminal, par un processus appelé "enzymaphérèse" (ou perte d'enzyme).

3) Enzymes et catabolites de l'uricolyse.

L'objet de notre travail portant essentiellement sur les éléments terminaux de l'excrétion azotée et leurs variations en fonction de divers facteurs, nous insisterons particulièrement sur la séquence de l'uricolyse .

L'uricase (urate ; oxygène-oxydo-reductase - E.C.1.7.3.3.) (1) a été découverte par BATELLI et STERN (1909) qui dénomèrent ainsi l'oxydase responsable de la disparition de l'acide urique mis en présence de broyats de tissus de Mammifères . Cette enzyme dégrade l'acide urique en deux temps. Tout d'abord, elle l'oxyde et l'hydrate en un composé instable, l'acide oxy-acétylène-diuréine-carbonique (FELIX, SCHELL et SCHULER, 1929). Puis, ce précurseur est décomposé spontanément, selon le pH du milieu, soit en acide uroxanique (en milieu basique) ,soit en allantoïne (en milieu acide)(KEILIN et HARTREE, 1936).

Pour qu'il ne se forme que de l'allantoïne, il faut opérer à un pH proche de la neutralité (PAUL et AVI-DOR, 1954 ; CANELLAKIS et COHEN, 1955) . De plus, PRZYLECKI et TRUSZKOWSKI (1928) montrent que l'uricase est inhibée par le cyanure et que sa coenzyme est le cuivre. A la suite de tous ces travaux et, en particulier, de ceux de KEILIN et HARTREE (1936) et GRAHAM et KARNOVSKI (1965) , on admet que la réaction enzymatique s'effectue globalement de la façon suivante (2).

$$\text{Acide urique} + 1/2\ O_2 + 2\ H_2O \xrightarrow{\text{(uricase)}} \text{allantoïne} + CO_2 + H_2O_2$$

Pour WIECHOWSKI (1913) l'allantoïne représente le terme ultime du catabolisme des purines. NEMEC (1920) suggère que l'allantoïne est dégradée en urée

(1) Pour chaque enzyme étudiée, le premier terme est le nom systématique, tandis que le second est le code international donné par la Commission des Enzymes.

(2) D'après certains auteurs (*in* RAZET,1966), la dégradation de l'acide urique pourrait aussi s'effectuer selon des modalités différentes, être catalysée par des enzymes autres que l'uricase et ne pas aboutir à la formation d'allantoïne.

et acide glyoxylique par une enzyme qu'il nomme allantoïnase (allantoïne amidohydrolase -E.C. 3.5.2.5.). PRZYLECKI (1925) montre que l'allantoïnase transforme l'allantoïne en un composé inconnu, intermédiaire entre l'allantoïne et l'urée. Enfin, FOSSE et BRUNEL (1929) démontrent que cette enzyme est une hydrolase qui transforme l'allantoïne en acide allantoïque selon le schéma :

$$\text{Allantoïne} + H_2O \xrightarrow{\text{(allantoïnase)}} \text{acide allantoïque}$$

FOSSE (1928) affirme que l'acide allantoïque est capable de s'hydrolyser spontanément, en milieu acide, en acide glyoxylique et urée. Cependant, simultanément quelques années plus tard, KREBS et WEIL (1935) et BRUNEL (1936) prouvent que cette hydrolyse ne s'effectue pas spontanément mais grâce à l'intervention d'une enzyme qu'ils nomment allantoïcase (allantoate-uréohydrolase - E.C. 3. 5.3.4.) :

$$\text{Acide allantoïque} + H_2O \xrightarrow{\text{(allantoïcase)}} \text{acide glyoxylique} + (2)\ \text{urée}$$

L'urée peut subir l'action de l'uréase (urée-amidohydrolase - E.C.3. 5.1.5.) découverte depuis longtemps chez les végétaux, mise en évidence pour la première fois chez les animaux par PRZYLECKI (1922-1923) chez la Moule *Mytilus edulis* L.. Cette enzyme est activée par le cyanure de potassium et inhibée par le cuivre (HEIDERMANS et KIRCHNER-KHUN, 1952). Elle dégrade l'urée et la scinde en ammoniaque et gaz carbonique, selon la réaction globale :

$$\text{Urée} + H_2O \xrightarrow{\text{(uréase)}} (2)\ NH_3 + CO_2$$

L'acide glyoxylique peut subir lui-même l'action d'une glyoxylase qui le décompose en gaz carbonique, eau et formiate.

B - RAPPEL DES TRAVAUX ANTERIEURS CONCERNANT L'EXCRETION AZOTEE DES GASTEROPODES PROSOBRANCHES ET, EN PARTICULIER, DES LITTORINES.

1) Généralités de l'excrétion azotée des Gastéropodes :

Jusqu'à présent, les divers auteurs se sont particulièrement intéressés à l'excrétion des Pulmonés terrestres et dulçaquicoles . Parmi ces travaux, citons surtout ceux de MARCHAL (1889), CLEMENTI (1918), PRZYLECKI (1922), DELAUNAY (1927), BALDWIN et NEEDHAM (1934), NEEDHAM (1935), TRUSZKOWSKI et CHAJKINOWNA (1935), SPITZER (1937), FLORKIN et DUCHATEAU (1943), HEIDERMANNS et KIRCHNER-KUHN (1952) , SAXENA (1953), BALDWIN (1957), BRICTEUX-GREGOIRE et FLORKIN (1962), THIELE (1963) , JEZEWSKA, GORZKOWSKI et HELLER (1963,1964), LEE et CAMPBELL (1965), GASTON et CAMPBELL (1966), POTTS (1967), LITTLE (1968), RAZET et DAGOBERT (1968), CAMPBELL et SPEEG (1968), JORGE et PETERSEN (1969), TRAMELL et CAMPBELL (1970, 1972), JEZEWSKA (1971, 1972), NAYEEMUNNISA (1972), LITTLE (1972) et HORNE (1973). Par contre, les travaux relatifs à l'excrétion azotée des Prosobranches et des Opisthobranches sont rares et fragmentaires.

A la suite de ces recherches, il est permis de considérer que, chez les Gastéropodes, le catabolite excrété le plus important varie selon les espèces considérées et peut être représenté soit par l'acide urique, soit pas l'ammoniaque soit même par l'urée . La théorie de DELAUNAY, d'après laquelle la nature des substances excrétées est en relation avec le milieu, se vérifie dans un certain nombre de cas, mais non de façon générale.

2) L'excrétion azotée des Prosobranches.

a - Espèces terrestres et dulçaquicoles.

Chez les Prosobranches terrestres et dulçaquicoles, une accumulation d'acide urique et de bases puriques est mise en évidence chez plusieurs espèces telles que *Vivipara vivipara* L. (NEEDHAM, 1935 ; SPITZER, 1937) , *Bythinia tentaculata* L. (NEEDHAM, 1935), *Pomacea lineata* (Say) (LITTLE, 1968), *Pila globosa* Swainson (RAGHUPATHIRAMIREDDY et SWAMI, 1963) et *Pomatias elegans* (Müller) où la teneur y est maximale et peut atteindre 80 milligrammes d'acide urique par gramme de poids sec animal (NEEDHAM, 1935 ; MARTOJA, 1974).

De plus, aux variations saisonnières peuvent correspondre des modifications importantes du métabolisme azoté. Ainsi, la glande digestive de *Vivipara vivipara* L. contient plus d'acide urique que le rein en été, et moins en hiver (SPITZER, 1937). Chez *Pila globosa* Swainson, le métabolisme est de type ammoniotélique durant la vie active de l'animal, en milieu aquatique, mais devient uricotélique lors de l'hibernation en milieu terrestre. Cela étant dû à ce que l'ammoniaque est convertie en urée, selon le cycle de KREBS et HENSELEIT, et en acide urique (SAXENA, 1953 ; BALDWIN, 1957).

Les enzymes de la chaîne de l'uricolyse ont été très peu recherchées chez les Prosobranches terrestres et dulçaquicoles. L'uricase a été mise en évidence chez plusieurs espèces (SPITZER, 1937 ; RAZET et DAGOBERT, 1968), mais les autres enzymes de la chaîne sont, en général, absentes.

b - Espèces marines et, en particulier, *Littorinidae*.

Seuls, les catabolites azotés excrétés ont fait l'objet de quelques travaux. NEEDHAM (1935) montre que, chez les Littorines vivant dans la zone de balancement des marées de nos côtes, l'excrétion azotée dépend du niveau cotidal . Ainsi, il remarque que chez *Littorina neritoides* (L.) et *Littorina saxatilis* (Olivi), espèces situées aux niveaux les plus hauts de la zone intertidale, le taux d'acide urique est plus élevé que chez *Littorina littorea* (L.) et *Littorina littoralis* (L.) qui vivent à des niveaux plus bas . La nature des catabolites azotés excrétés semble donc être en relation avec le milieu, et l'uricotélie se présente alors comme une adaptation à la vie terrestre. Notons toutefois que SPITZER (1937), en étudiant l'excrétion azotée chez *Littorina littorea* (L.) affirme que l'acide urique ne représente que 1 % de l'azote total rejeté, tandis que l'ensemble des purines peut dépasser 30 %.

EMERSON et DUERR (1966), puis DUERR (1967) ont remarqué que plusieurs Prosobranches marins des côtes américaines accumulent une grande quantité d'acide urique. Ainsi, *Littorina planaxis* (Philippi) peut être amené expérimentalement à synthétiser et à stocker de l'acide urique, alors que normalement ce phénomène ne se produit pas. DUERR (1968), puis EMERSON (1969) ont démontré, en particulier,que chez *Thais lima* (Gmel.), *Thais lamellosa* (Dall.), *Littorina silkana* Dall. et *Acmaea scutum* (Lin.), il n'y a pas rejet d'urée, mais excrétion simultanée d'acide urique et d'ammoniaque, ce qui est intérprété comme un type primitif d'excrétion. De plus, l'acide urique formé peut être accumulé dans certains organes et servir de réserve azotée. Quant à la quantité d'ammoniaque excrétée, il est possible

qu'elle soit en relation avec la salinité du milieu ; toutefois, on considère, de façon générale, qu'elle est sans liaison avec l'ensemble des facteurs écologiques ou même avec la phylogénie.

Les enzymes de la chaîne de l'uricolyse n'ont été pratiquement pas recherchées chez les Prosobranches marins et notamment chez les *Littorinidae* . Seuls, les travaux de BRUNEL et FISCHER (1954) concernant des Gastéropodes Prosobranches littoraux de la mer de Chine, montrent qu'il semble exister une certaine relation entre l'habitat et le processus d'excrétion : chez les espèces de la zone intertidale qui vivent aux niveaux les plus élevés et qui supportent par conséquent une longue exondation au cours de la marée, les enzymes de la chaîne de l'uricolyse deviennent moins actives ou même disparaissent.

Chapitre V

MATÉRIEL ET TECHNIQUES.

A - MATERIEL ANIMAL.

1) Espèces étudiées.

Après avoir étudié leur écologie, leur biologie et leur répartition sur la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan), il nous est paru intéressant d'entreprendre une étude approfondie de l'excrétion azotée des quatre espèces de Littorines inféodées au mode semi-battu :

Littorina neritoides (L.)
Littorina saxatilis (Olivi)
Littorina littorea (L.)
Littorina littoralis (L.)

2) Récolte des animaux.

Un nombre déterminé d'individus (Tabl. 64) d'une espèce de Littorines donnée, de tailles sensiblement voisines, est ramassé au niveau même du biotope

Espèce étudiée	Etat de maturité	Nombre d'individus récoltés dans chaque échantillon.
Littorina neritoides	Adultes	120
Littorina saxatilis	Jeunes	20 - 30 (∘)
	Adultes	15
Littorina littorea	Jeunes	15 - 20 (∘)
	Adultes	10
Littorina littoralis	Jeunes	20 - 30 (∘)
	Adultes	15

(∘) selon la taille des individus.

Tabl. 64 : Importance de l'effectif de l'échantillon prélevé selon l'espèce de Littorines étudiée.

naturel de l'espèce, soit à intervalles de temps réguliers pendant tout le cycle d'une marée, soit à un moment précis de cycle. Pour prélever les animaux à marée haute, nous les plaçons préalablement dans des nacelles fixées sur une corde de nylon montée en va-et-vient entre deux piquets d'acier plantés dans le rocher (Pl. XI, 1,2,3). Il suffit alors, au temps "t" donné, de ramener la nacelle désirée (Pl. XII, 1,2,3) (DAGUZAN,1970).

3) Préparation du matériel.

Sur place (1), dès la récolte, la coquille de chaque individu est rapidement essorée avec du papier Joseph, en ayant soin d'éviter tout contact avec l'animal lui-même . Puis la coquille est brisée (Pl. XIII,1) l'individu est retiré et débarrassé de son opercule (Pl. XIII, 2) . Les animaux sont ensuite placés dans des boites de Pétri, et mis immédiatement sous vide, en présence de chlorure de calcium, à la température ambiante (selon les indications de BAKER (1933) et désséchés grâce au transport du matériel approprié (étuve à vide, pompe, groupe électrogène) (Pl. XIII, 3). Ainsi, il nous faut un temps maximal d'environ dix minutes pour faire nos prélèvements et fixer les Littorines.

La déshydratation du matériel ramené au laboratoire se poursuit durant 3 à 5 jours, jusqu'à ce que le poids demeure stable. La déshydratation sous vide évite l'altération du matériel biologique, en particulier des substances azotées (COLLET, 1963).

Les animaux sont alors réduits en poudre fine et homogène, au broyeur de DANGOUMEAU. Ce broyage peut provoquer une légère réhydratation, aussi la poudre est-elle mise à sécher pendant une heure à l'étude à vide. Les individus de petite taille sont désséchés en présence de leur coquille, puis le tout est pulvérisé. On corrige l'erreur commise, selon la technique préconisée par NEEDHAM (1935) , en pesant un certain nombre de coquilles vides afin de pouvoir soustraire un poids moyen unitaire du chiffre brut obtenu. Le matériel désséché est placé dans des tubes de verre bouchés hermétiquement et mis au congélateur, à la température de -18° C.

Sur ces poudres, nous recherchons alors qualitativement et quantitativement dans les plus brefs délais, les divers catabolites azotés et les enzymes de l'uricolyse.

---

(1) Travail effectué en camion-laboratoire et avec la collaboration technique de MM. BADOUL et STEINHART, Aides-Techniques.

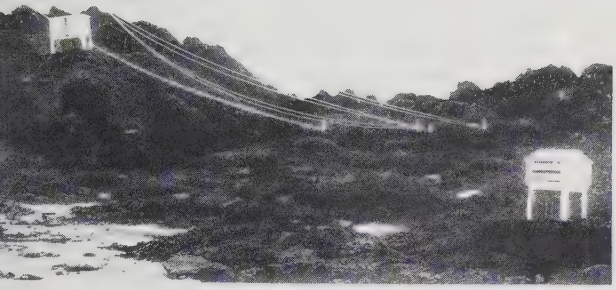


Photo 1 : Installation des cordes de nylon montées en va-et-vient, à marée basse.

Photo 2 : Récolte des animaux au sein de leur biotope naturel.

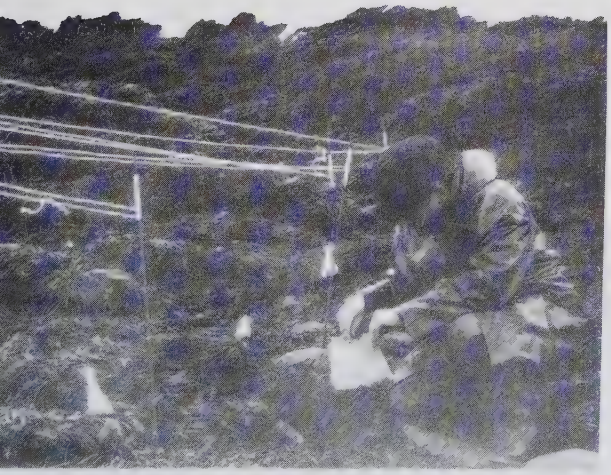


Photo 3 : Mise en place des animaux récoltés dans des nacelles de toile de nylon pour tamisage "Blutex" (n°7).

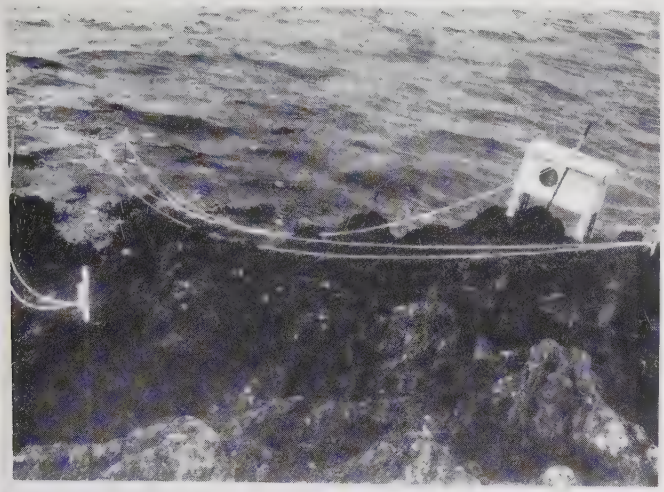


Photo 1 : A marée montante, l'eau de mer recouvre les nacelles contenant les animaux mis en expérience .

Photo 2 : Toute l'installation disparaît sous l'eau, seules les cordes de nylon permettent de ramener les nacelles expérimentales.

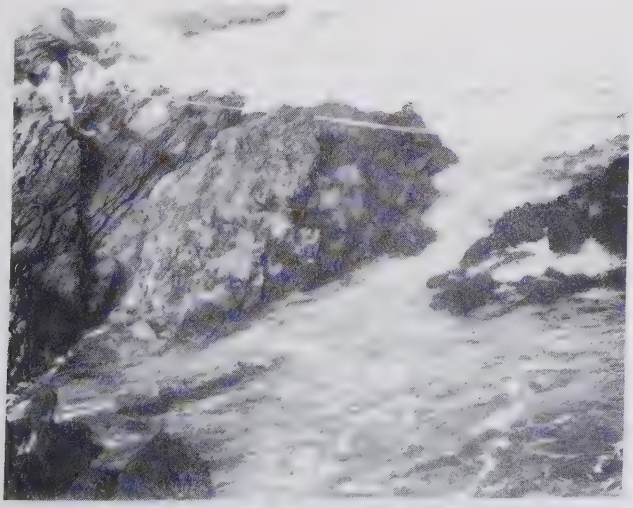


Photo 3 : Récupération d'une nacelle à un temps t donné du cycle de la marée.

Photo 1 : La coquille de chaque individu récolté est essorée avec du papier Joseph, puis brisée.

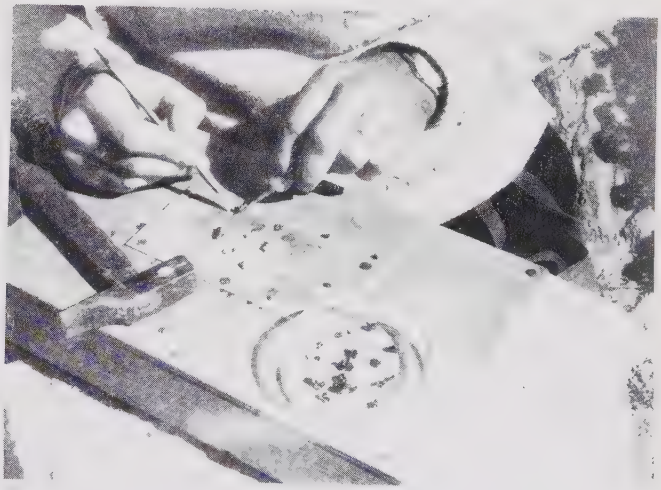


Photo 2 :
L'individu est retiré de sa coquille, débarrassé de son opercule et placé dans une boite de Pétri.

Photo 3 : Matériel nécessaire pour fixer le matériel récolté (groupe électrogène, pompe, étuve à vide).

4) Importance de l'échantillon étudié.

Dans toute étude, aussi bien écologique que physiologique, il est important de s'entourer du maximum de précautions vis-à-vis de l'échantillonnage, la validité des résultats dépendant, en définitive, du fait qu'il soit représentatif ou non. Ainsi, pour essayer d'obtenir un nombre et une qualité d'individus qui puissent représenter un échantillon valable, nous nous sommes efforcé d'effectuer toujours nos recherches sur un lot d'individus d'une espèce donnée, vivant dans le même milieu, ayant le même âge, voire quelquefois le même sexe et prélevés au même instant "t" du cycle d'une même marée.

Nos échantillons sont donc composés de groupes d'individus susceptibles de donner les meilleurs garanties d'homogénéité aux points de vues biologique et écologique.

B - TECHNIQUES ANALYTIQUES.

1) Mise en évidence des catabolites azotés par chromatographie sur papier.

a - Principe.

Cette technique, due à CONDSEN, GORDON et MARTIN (1944), permet de caractériser les uréides glyoxyliques, les purines et l'acide urique. Nous avons utilisé la chromatographie ascendante monodimensionnelle, mise au point par RAZET (1961). C'est une méthode qui permet de déceler des quantités très faibles de substances (quelques microgrammes dans certains cas).

Dans le bas d'une demi-feuille de papier filtre Whatman n° 1, on dépose sur une ligne droite, en des points distants de 1,5 cm, des micro-gouttes des substances de référence et de la liqueur à analyser.

Le papier filtre est ensuite placé dans une cuve à chromatographie pour se saturer en présence d'un liquide volatil (phase stationnaire). Puis, on ajoute un solvant adéquat (phase mobile) qui va entraîner les substances placées sur la ligne de départ, plus ou moins loin, selon le coefficient de solubilité de ces substances dans le solvant choisi. Après un certain temps déterminé, le chromatogramme est retiré, séché, débarrassé de son solvant et révélé . La position et la couleur des taches, ainsi mises en évidence sur le chromatogramme, permettent de caractériser les diverses substances et d'analyser par référence la liqueur à étudier.

b - Recherche des uréides glyoxyliques et de l'urée.

La mise en évidence de l'allantoïne , l'acide allantoïque et l'urée, s'effectue grâce à des solutions réalisées avec de l'eau distillée bouillie ou avec du tampon phosphate-soude de Clark et Lubs de pH 7,4 . Le solvant utilisé est le phénol commercial redistillé (selon la méthode de RAUEN, 1953), saturé par une solution contenant 6,3 % de citrate de sodium et 3,7 % de phosphate monosodique, selon les indications de BLOCK, DURRUM et ZWEIG (1955) et de RAZET (1961). On recueille ainsi deux phases saturées l'une de l'autre, une phase stationnaire constituée par la solution aqueuse saturée de phénol et une phase mobile composée de phénol saturé d'eau.

Le développement demande environ 39 heures, à la température de 22°C. Après séchage à la température ambiante pendant 24 heures, puis lavage au tétrachlorure de carbone, la révélation est réalisée par vaporisation, sur le chromatogramme, du réactif d'EHRLICH qui donne une coloration jaune avec les divers uréides (méthode de ZIMMERMANN, 1956).

c - Recherche des purines et de l'acide urique.

Les liqueurs de référence utilisées contiennent 1 % d'acide urique ou de purines (adénine, guanine, xanthine, hypoxanthine) dissous dans de la soude 0,1 N. Le solvant employé est le mélange butanol-eau-acide acétique dans les proportions respectives de 125 ml - 125 ml - 30 ml (AMMAN et LYNCH, 1964) . On recueille ainsi une phase supérieure (phase mobile) formée de butanol saturé d'eau et une phase inférieure (phase stationnaire) comprenant de l'eau saturée de butanol.

Le développement dure environ 24 heures, à la température de 22° C . Puis le chromatogramme est séché à la température ambiante, et l'emplacement des substances puriques est déterminé grâce à l'examen du chromatogramme en lumière ultra-violette.

2) Techniques d'analyse biochimique. (1)

a - Recherche des catabolites azotés.

Des techniques diverses ont été utilisées en fonction de la nature du catabolite recherché, spectrophotométriques (acide urique), colorimétriques (acides allantoïque et glyoxylique) et de diffusion de CONWAY (ammoniaque).

(1) Une partie des dosages a été réalisée avec la collaboration technique de Melle LE PIVER, Aide-biologiste du C.N.R.S.

Avant les dosages spectrophotométriques ou colorimétriques, les solutions subissent une défécation complète à l'aide de quelques gouttes de métaphosphate de sodium à 10 % et d'acide sulfurique 2 N/3 (VELLAS et BRUNEL, 1960). Pour chaque série d'expériences, s'il y a lieu, des témoins permettent d'apporter les corrections nécessaires (1).

ACIDE URIQUE.

L'acide urique est dosé par spectrophotométrie différentielle, en lumière ultra-violette, selon le principe de KALCKAR (1947) et de PRAETORIUS (1948), appliqué chez les Insectes par RAZET (1961) et modifié par DURAND (1966).

La solubilisation de l'acide urique contenu dans le corps ou les excreta des animaux étudiés, s'effectue en triturant dans un petit mortier le matériel à analyser en présence d'un excès de solution saturée de carbonate de lithium. L'acide urique est ainsi transformé en diurate de lithium, stable et soluble. Le broyat est ensuite amené à un volume donné après rinçages successifs du mortier et du pilon, puis filtré sur coton. La liqueur obtenue est versée dans un erlenmeyer de 25 ml et mise en présence d'uricase WORTHINGTON (U.S.A.) en solution tampon glycocolle-soude de PRAETORIUS de pH 9,3 pendant 6 heures à 45°C (Tabl. 65).

	O	T	E
Liqueur à analyser	-	1 ml	1 ml
Uricase dans le tampon glycocolle-soude de PRAETORIUS à pH 9,3	2 ml	-	2 ml
Solution tampon pH 9,3	1 ml	1 ml	1 ml
Eau distillée (e.q.s.p. 10 ml)	7 ml	8 ml	6 ml
HCl N	1 gtte	1 gtte	1 gtte
Chloroforme	1 gtte	1 gtte	1 gtte

Tabl. 65 : Protocole expérimental pour la recherche de l'acide urique.

Après incubation, les milieux sont déféqués, acidifiés (pH 1,5) et dilués. Les absorptions de chacun d'eux sont mesurées au spectrophotomètre, en lumière ultra-violette et à une longueur d'onde de 2800 Å . De chaque mesure, est retirée l'absorption donnée par un "à blanc" correspondant à l'acide chlorydrique décinormal utilisé pour effectuer les dilutions. Le dosage du milieu O

(1) Par mesure de sécurité, les expériences sont toujours réalisées en double .

permet d'évaluer l'absorption de la solution d'uricase et de la retrancher de celle de l'essai E. La différence d'absorption entre le milieu contenant seulement la liqueur à doser et celui auquel a été ajoutée de l'uricase, permet de connaître la quantité d'acide urique présent dans la poudre animale étudiée. Le spectrophotomètre est étalonné au préalable au moyen de solutions d'acide urique de titres croissants et obtenues par dilutions à partir d'une solution mère contenant 1 gramme d'acide urique par litre, et préparée selon les indications de FEITCHMER et VRENN (1955).

ACIDE ALLANTOIQUE.

Pour mettre sa présence en évidence, on utilise la propriété qu'il possède de se scinder quantitativement au bain-marie bouillant, et en milieu acide (pH 2 à 5), en acide glyoxylique et en urée. Ainsi, le matériel à analyser est traité par une solution tampon phosphate-soude de CLARK et LUBS à pH 7,4 et l'acide allantoïque contenu dans la liqueur à analyser est dosé grâce à la réaction de Schryver-Fosse avec hydrolyse acide, au bain-marie bouillant (Tabl. 66).

Liqueur à analyser		2 ml
Solution aqueuse de chlorhydrate de phényl-hydrazine		2 gttes
Bain-marie bouillant	2 minutes	
Bain glacé	1 minute	
Acide chlorhydrique fumant		1,2ml
Solution aqueuse de ferricyanure de potassium à 5 %		2 gttes

Tabl. 66 : Protocole expérimental du dosage de l'acide allantoïque.

L'utilisation d'un électrophotomètre permet alors de mesurer l'absorption d'un faisceau lumineux monochromatique (longueur d'onde 520 mμ) par la solution à étudier. Grâce à une courbe d'étalonnage établie au préalable avec des solutions d'acide allantoïque de titres croissants, il est possible de connaître la teneur en acide allantoïque.

ALLANTOINE.

L'allantoïne est recherchée selon la méthode de FOSSE et BRUNEL (1929), après sa transformation en acide allantoïque par l'allantoïnase de Soja préparée selon les indications de BRUNEL (1949), ou par des extraits lyophilisés commerciaux choisis en fonction de leur teneur en allantoïnase. Cette enzyme est mise en solution dans du tampon phosphate-soude de CLARK et LUBS à pH 7,4 en présence de cyanure de potassium pour inhiber l'uricase présente dans les extraits lyophilisés utilisés (Tabl. 67).

	O	T	E
Poudre animale	-	20 mg	20 mg
Solution tampon pH 7,4	2 ml	2 ml	2 ml
Précipité d'enzymes de Soja (allantoïnase).....	20 mg	-	20 mg
Cyanure de potassium	5 mg	-	5 mg
Chloroforme	2 gttes	2 gttes	2 gttes

Tabl. 67 : Protocole expérimental pour la recherche de l'allantoïne.

La durée d'incubation est de 14 heures, à la température de 38°C . Après acidification (pH 2 à 5), défécation et dilution convenable des milieux , grâce à la réaction de SCHRYVER-FOSSE (FOSSE, 1926), on dose l'acide allantoïque formé, après l'avoir transformé quantitativement en acide glyoxylique par hydrolyse acide au bain-marie bouillant selon la technique déjà décrite.

En multipliant le résultat par le rapport $\frac{158}{176} = 0,8977$ (rapport des masses moléculaires de l'allantoïne et de l'acide allantoïque), on obtient la quantité d'allantoïne présente dans l'échantillon.

AMMONIAQUE.

La poudre animale renfermant éventuellement de l'ammoniaque est mise en suspension dans du tampon phosphate-soude de CLARK et LUBS à pH 7,0. L'ammoniaque présente est dosée selon la technique de micro-diffusion de CONWAY (1962). La diffusion gazeuse de l'ammoniaque s'effectue dans des unités n° 1 de CONWAY ,

sur table vibrante, pendant 2 heures. La titration finale de l'acide chlorhydrique N/1000 qui fixe l'ammoniaque (libérée par l'action de l'uréase et déplacée par du carbonate de potassium en solution saturée), est effectuée avec une solution titrée d'hydroxyde de baryum, en présence du réactif de TASHIRO (1932).

UREE.

L'urée est dosée après transformation en ammoniaque au moyen d'uréase Biolyon en solution dans du tampon phosphate-soude de CLARK et LUBS à pH 7,0 (Tabl. 68).

	O	T	E
Poudre animale	-	30 mg	30 mg
Solution d'uréase dans le tampon de Clark et Lubs à pH 7,0	3 ml	-	3 ml
Solution tampon pH 7,0.....	-	3 ml	-
Chloroforme	1 gtte	1 gtte	1 gtte

Tabl. 68 : Protocole expérimental pour la recherche de l'urée.

La durée d'incubation est de 3 heures, à la température de 38°C . Après filtration des milieux, l'ammoniaque formée est alors évaluée selon la méthode de micro-diffusion de CONWAY. Les unités n°1 de CONWAY sont préparées soigneusement (Tabl. 69) et par sécurité les expériences sont effectuées en double. Les unités O et T permettent d'apporter les corrections nécessaires.

	Unité O	Unité T	Unité E	Unité "à blanc"
Chambre centrale				
Solution HCl N/1000 + indicateur de Tashiro	1 ml	1 ml	1 ml	1 ml
Chambre périphérique				
Filtrat O	1 ml	-	-	-
Filtrat T	-	1 ml	-	-
Filtrat E.....	-	-	0,5 ml	-
Solution saturée de CO_3K_2.....	1 ml	1 ml	1 ml	1 ml

Tabl. 69 : Protocole expérimental de la préparation des unités n°1 de CONWAY.

b - Recherches des enzymes de l'uricolyse.

Les techniques enzymatiques utilisées sont celles que RAZET (1961) a appliquées aux Insectes et que son laboratoire a adoptées . Ainsi, les poudres animales sont mises en contact avec des substrats apporpriés, en milieu tamponné, dans des conditions définies de température, de pH et de concentration en substrat et déterminées après des essais préliminaires.

Pour les enzymes : uricase, allantoïnase et allantoïcase,nous avons utilisé la solution tampon phosphate soude de CLARK et LUBS de pH 7,4, préconisée pour l'uricase par SCHNEIDER et HOGEBOOM (1952). Cette dernière est sensiblement au même pH que l'eau de mer et permet éventuellement de suivre toute la dégradation, depuis l'acide urique jusqu'à l'acide glyoxylique. Nous n'ignorons pas toutefois que l'uricase présente, en général, *in vitro*, son maximum d'activité au pH 9,3.

Pour ces recherches, sauf pour l'uréase, on place à 38°C pendant des durées définies, des milieux tamponnés contenant 1 % de poudre animale et le substrat à la concentration de 0,001 M. Les résultats sont évalués en dosant, soit le substrat non transformé (uricase), soit le composé résultant de l'action enzymatique (allantoïnase, allantoïcase). Pour chaque série de recherches, des témoins permettent d'apporter les corrections nécessaires et tous les milieux sont additionnés d'une goutte de chloroforme pour prévenir toute fermentation microbienne.

URICASE.

L'activité uricasique est évaluée en adoptant le principe de la méthode spectrophotométrique, mise au point par KALCKAR (1947) et PRAETORIUS (1948), appliquée chez les Insectes par RAZET (1961) et modifiée par DURAND (1966). Après avoir mis en présence le matériel enzymatique et le substrat pendant une durée de 3 heures à 38° C (Tabl. 70), l'acide urique non détruit est évalué par mesure de l'absorption au spectrophotomètre, dans les mêmes conditions expérimentales que celles définies antérieurement.

	O	T	E
Poudre animale	-	20 mg	20 mg
Solution d'acide urique M/1000 dans le tampon de Clark et Lubs à pH 7,4	2 ml	-	2 ml
Solution tampon pH 7,4.....	-	2 ml	-
Chloroforme	1 gtte	1 gtte	1 gtte

Tabl. 70 : Protocole expérimental pour la mise en évidence de l'uricase.

ALLANTOINASE.

La mesure de l'activité allantoïnasique s'effectue par dosage colorimétrique, selon la technique de BRUNEL (1949). La durée de contact est de 4 heures à 38° C (Tabl. 71) après lesquelles on dose l'acide allantoïque formé, au moyen de la réaction de Schryver-Fosse, après l'avoir transformé quantitativement en acide glyoxylique par l'hydrolyse acide au bain-marie bouillant.

	O	T	E
Poudre animale	-	20 mg	20 mg
Solution d'allantoïne M/1000 dans le tampon de Clark et Lubs à pH 7,4...	2 ml	-	2 ml
Solution tampon pH 7,4	-	2 ml	-
Chloroforme	1 gtte	1 gtte	1 gtte

Tabl. 71 : Protocole expérimental pour la mise en évidence de l'allantoïnase.

ALLANTOICASE.

Le substrat employé est l'allantoate de potassium, obtenu selon les indications de BRUNEL (1936), VELLAS et BRUNEL (1960). La durée de contact est également de 4 heures, à 38°C. (Tabl. 72) après lesquelles l'acide glyoxylique formé est dosé grâce à la réaction de Schryver-Fosse appliquée immédiatement à froid.

	O	T	E
Poudre animale	-	20 mg	20 mg
Solution d'allantoate de potassium M/1000 dans le tampon de Clark et Lubs à pH 7,4	2 ml	-	2 ml
Solution tampon pH 7,4	-	2 ml	-
Chlorhydrate de phényl-hydrazine à 5 %	2 gttes	2 gttes	2 gttes
Chloroforme	1 gtte	1 gtte	1 gtte

Tabl. 72 : Protocole expérimental pour la mise en évidence de l'allantoïcase.

Il peut exister un processus enzymatique, susceptible d'amener la disparition de l'acide glyoxylique formé (BRUNEL-CAPELLE, 1950) . Pour remédier à cet inconvénient, on ajoute au milieu, dès le début de l'expérience, du chlorhydrate de phényl-hydrazine qui bloque l'acide glyoxylique au fur et à mesure qu'il se forme, l'empêchant de disparaître.

UREASE.

Le milieu expérimental est formé par la solution tampon phosphate-soude de CLARK et LUBS de pH 7,0 contenant 1 % de poudre animale et l'urée à la concentration de 0,01 M (Tabl. 73). Après 3 heures de contact à 38°C, l'ammoniaque formée est dosée selon la méthode de CONWAY (1962).

	O	T	E
Poudre animale	-	30 mg	30 mg
Solution d'urée M/100 dans le tampon de Clark et Lubs à pH 7,0.....	3 ml	-	3 ml
Solution tampon pH 7,0	-	3 ml	-
Chloroforme	1 gtte	1 gtte	1 gtte

Tabl. 73 : Protocole expérimental pour la mise en évidence de l'uréase.

c - Dosage de l'azote total.

Les échantillons sont pesés à l'aide d'une électro-balance "CAHN GRAM" donnant une précision de l'ordre du 1/1000è de milligramme. L'azote total est dosé de manière précise à l'aide de l'analyseur d'azote COLEMAN (méthode de DUMAS) : l'azote est libéré par la pyrolyse de la substance à analyser en présence d'un oxydant (oxyde de cuivre) et d'un catalyseur (oxyde de cobalt). Puis, l'azote qui se dégage est entraîné par un courant de gaz carbonique dans un "nitromètre" contenant du mercure assurant le lavage de l'azote et du "causticon", solution alcaline très concentrée qui absorbe le gaz carbonique . Le volume d'azote recueilli est alors mesuré grâce à une seringue automatique munie d'un compteur chiffré.

La méthode classique du micro-Kjeldahl, dans laquelle le matériel subit une minéralisation en présence de catalyseur au sélénium (BRUNEL,1949), suivie d'une distillation à l'appareil de BUCHI (appareil de PARNAS-WAGNER modifié), a été

également utilisée. Cependant, cette technique étant moins précise que la précédente, nous avons dû l'abandonner au profit de la méthode du COLEMAN.

C - METHODE DE RECOLTE DES EXCRETA.

1) Principe de la technique utilisée.

A un temps donné, les animaux sont placés dans un flacon de verre , de capacité donnée (Tabl. 74) (type transfusion sanguine), stérilisé, bouché hermétiquement et contenant au fond une rondelle de papier filtre stérile, imbibée d'eau de mer filtrée préalablement sur filtre "Millipore" de 0,45 µ et stérilisée (1) (Pl. XIV, 1). Chaque récipient est alors placé au lieu même de la capture des animaux, parmi les algues ou dans les interstices des rochers (Pl. XIV,2).

Espèce étudiée	Etat de maturité	Nombre d'individus mis en expérience.	Volume du flacon utilisé en cm^3.	Volume d'eau de mer filtrée (v) en cm^3.
Littorina neritoides	Adultes	120	125	50
Littorina saxatilis	Jeunes	20 - 30 (o)	250	100
	Adultes	15	250	100
Littorina littorea	Jeunes	15 - 20 (o)	250	100
	Adultes	10	250	100
Littorina littoralis	Jeunes	20 - 30 (o)	250	100
	Adultes	15	250	100

(o) selon la taille des individus.

Tabl. 74 : Protocole expérimental utilisé pour la mise en évidence des catabolites azotés excrétés par les Littorines.

A intervalles de temps réguliers (2 heures), les sujets sont retirés de leur flacon et replacés dans un autre, identique. Au moment où l'eau de mer, au

(1) L'eau de mer utilisée est celle de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan), afin de conserver toutes les caractéristiques de l'eau dans laquelle vivent nos Littorines, à l'état naturel.

Photo 1 : Récipients en verre utilisés pour la récolte des catabolites azotés excrétés par les Littorines.

Photo 2 : Les récipients sont placés au lieu même de la capture des animaux.

cours de la marée montante, atteint le récipient, les individus sont retirés, plongés dans un nouveau flacon contenant un certain volume "v" d'eau de mer filtrée (Tabl. 74) et placé dans un appareil lesté permettant de maintenir les récipients verticalement dans l'eau et de les recueillir quand on le désire (Pl. XV).

Ainsi, nous pouvons suivre l'excrétion d'un nombre donné d'individus d'une espèce de Littorines , pendant le cycle d'une marée. Chaque flacon, ne contenant que le papier filtre et les excreta ou l'eau de mer et les excreta ("excretory water"), est rapidement placé dans une glacière portative, après que l'on ait amené, grâce à l'eau de mer filtrée et stérilisée, le volume de chaque récipient au volume "v" et ajouté quelques gouttes de chloroforme afin d'éviter toute fermentation microbienne.

Au laboratoire, on conserve ce matériel à l'obscurité et au réfrigérateur . Sur l'eau de chaque récipient, nous dosons, dans les plus brefs délais, l'acide urique, l'allantoïne, l'acide allantoïque, l'urée et l'ammoniaque, selon les techniques déjà décrites.

2) Excreta solides.

Ces recherches s'effectuent parallèlement à celles des catabolites azotés excrétés par les Littorines. Le protocole est le même . A la fin des différentes séries d'expériences, les contenus des flacons de verre sont filtrés sur filtre "Millipore" de 0,45 µ permettant ainsi de recueillir, après plusieurs rinçages, la totalité des excreta solides rejetés par les sujets mis en expérience . Puis, les excreta sont mis à l'étuve à 105° C et leur poids sec est déterminé à l'aide d'une balance "Mettler" ayant une précision de l'ordre du milligramme.

3) Discussion de la méthode .

Avant l'utilisation de cette technique, il est nécessaire de prendre certaines précautions. Plusieurs paramètres doivent être testés avant de réaliser les séries de manipulations sur les différentes espèces de Littorines étudiées :

-- *L'influence des Bactéries :*

Les flacons de verre sont stérilisés à l'étude à 120°C, pendant deux heures, puis placés dans une enceinte à lumière ultra-violette durant 12 heures environ. Afin d'éviter toute prolifération bactérienne due, selon les cas, soit à la coquille, soit aux excreta eux-mêmes, nous prenons le maximum de précautions. Pour cela, on ajoute à l'eau de mer filtrée et stérilisée, quelques gouttesde chloroforme.

-- *La densité des animaux par flacon :*

Le nombre d'individus est aussi voisin que possible de celui que l'on rencontre normalement dans un espace de la dimension du récipient utilisé tout en donnant une excrétion facilement détectable.

-- *Le volume du récipient de verre :*

Il est fonction de la taille des individus mis en expérience (CONOVER et CORNER, 1968).

-- *L'homogénéité de l'échantillon étudié :*

Les individus choisis sont sensiblement de la même taille et le plus souvent du même sexe.

-- *La durée de l'expérience :*

Elle est étroitement liée à la densité des individus et doit être aussi courte que possible, tout en restant dans les limites de détection des méthodes d'analyses. Selon JOHANNES et WEBB (1969), le métabolisme bactérien fausse les résultats si l'expérience est trop longue.

-- *L'utilisation de témoins expérimentaux :*

Pour chaque série d'expériences, des témoins permettent d'apporter les corrections éventuelles nécessaires.

Cette méthode originale (DAGUZAN et RAZET, 1971), bien que certainement encore imparfaite, paraît être actuellement très utile et satisfaisante pour effectuer de telles recherches écophysiologiques. MAYZAUD (1971) a utilisé également une méthode assez proche pour ses recherches sur la respiration et l'excrétion azotée de quelques espèces du zooplancton méditerranéen.

Une telle technique permet d'étudier l'excrétion des sujets directement dans leur milieu naturel et évite ainsi certaines conditions artificielles crées lors des élevages . L'utilisation d'eau de mer filtrée et stérilisée est sûrement meilleure que celle d'eau distillée des anciens auteurs. Enfin, grâce à cette méthode, il est possible d'étudier les variations de l'excrétion azotée en fonction des divers facteurs du milieu et de l'âge des individus.

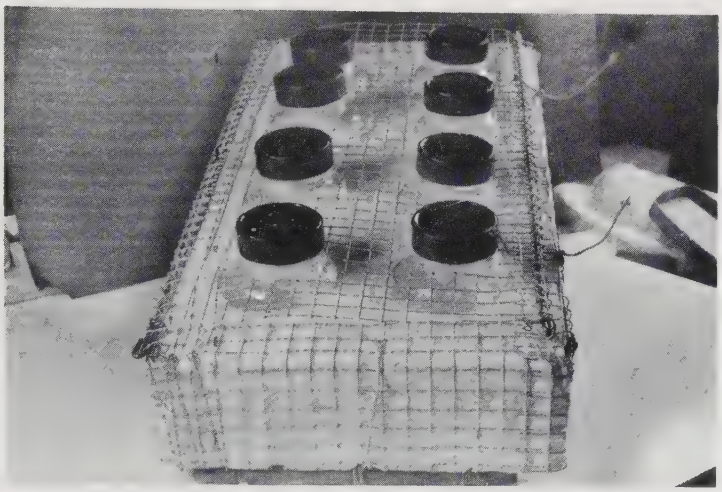


Photo 1 : Appareil en polyester, lesté avec du plomb, permettant de maintenir les récipients en verre verticalement dans l'eau (position en état de marche).

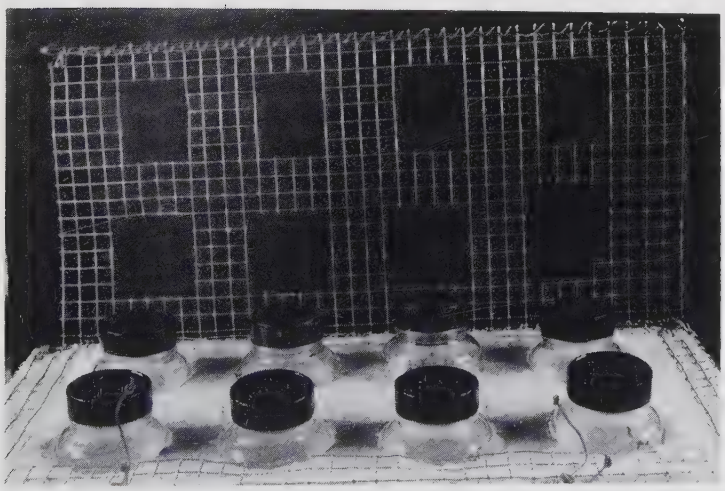


Photo 2 : Même appareil, mais en position ouverte.

D - DETERMINATION DE LA TENEUR EN EAU.

Les animaux,débarrassés de leur coquille, sont pesés directement sur place, à Penvins même. Après dessication sous vide, en présence de chlorure de calcium, durant 3 à 5 jours, ils sont pesés de nouveau. La détermination de l'humidité résiduelle s'effectue à l'étuve à 105° C jusqu'à l'obtention d'un poids constant. Il est alors possible de connaître la teneur en eau de l'animal donné.

Lorsque les sujets n'ont pas une taille suffisante pour être ôtés de leur coquille facilement, on déssèche les animaux avec leur coquille, puis, on corrige cette erreur selon la technique préconisée par NEEDHAM (1935) et décrite antérieurement (voir : préparation du matériel).

La technique de la lyophilisation a été également utilisée dans certains cas (pontes).

E - EXPRESSION DES RESULTATS.

1) Généralités et importance des paramètres de référence.

Toute valeur de métabolisme n'a de sens et d'intérêt que si on l'exprime dans un système d'unité logique et cohérent. Il existe, en général, trois possibilités d'exprimer les résultats :

- *par individu / unité de temps ;*
- *par unité de poids frais animal / unité de temps ;*
- *par unité de poids sec animal / unité de temps .*

Cependant, ces trois systèmes utilisant l'animal comme référence présentent deux types de variabilité, l'un individuel et l'autre de population intervenant de façon contradictoire sur la précision des résultats (MAYZAUD,1971).

L'expression par individu n'est valable que si le nombre de sujets expérimentés est relativement élevé, afin de déterminer la variabilité individuelle de la population étudiée.

Les résultats exprimés par unité de poids frais sont difficilement comparables entre les divers auteurs et localités. De plus, quand il s'agit comme

c'est notre cas, d'animaux intertidaux, les conditions du milieu, agissant directement ou indirectement sur les organismes, varient selon les divers moments du cycle de la marée ou de l'année et, il s'ensuit que la teneur en eau varie elle-même de façon plus ou moins importante.

L'expression par unité de poids sec animal semble être la méthode la plus acceptable, car elle offre la possibilité d'effectuer des comparaisons entre les diverses espèces inféodées à des localités différentes. Toutefois, on effectue encore une approximation due au fait que, seule, une partie de l'organisme, variable d'un animal à un autre, participe à l'activité métabolique et non l'organisme entier. Cette difficulté peut être plus ou moins atténuée en exprimant les résultats par rapport à la teneur en azote total des individus de l'espèce considérée.

En ce qui concerne notre étude, les résultats donnés représentent tous la moyenne de 2 à 4 dosages effectués pour chaque poudre animale analysée, correspondant elle-même à un nombre d'individus variable selon l'âge et l'espèce considérée.

2) Activités enzymatiques.

Les activités des diverses enzymes de l'uricolyse sont exprimées en micro-moles de substrat dégradé, à la température de 38°C., pour une durée d'incubation donnée et pour 1 gramme de poids sec animal (Tabl. 75).

Enzyme de l'uricolyse étudiée.	Expression de l'activité enzymatique
URICASE	Micro-moles acide urique disparu / 3 heures / 1g poids sec animal.
ALLANTOINASE	Micro-moles allantoïne disparue / 4 heures / 1g poids sec animal.
ALLANTOICASE	Micro-moles acide allantoïque disparu / 4 heures / 1g poids sec animal.
UREASE	Micro-moles urée disparue / 3 heures / 1g poids sec animal.

Tabl. 75 : Paramètres utilisés pour l'expression de l'activité des diverses enzymes de l'uricolyse des Littorines.

3) Catabolites azotés présents dans l'animal.

Ils sont exprimés, soit en milligrammes pour 1 gramme de poids sec animal, soit en pourcentage par rapport à la teneur en azote total de l'espèce considérée.

4) Catabolites azotés excrétés.

Quand on réalise les expériences d'"excretory water" exposées antérieurement, on choisit simultanément deux lots d'individus de la même espèce et de la même taille, que l'on pèse avec leur coquille (poids frais). A la fin de la manipulation, connaissant la teneur en eau des individus grâce à l'un des deux lots, il est possible alors de connaître le poids sec du second groupe utilisé pour l'analyse des catabolites azotés excrétés.

Ainsi, au lieu d'employer, comme de nombreux auteurs, la quantité de catabolites azotés excrétés par unité de volume d'eau de mer et par unité de temps, nous avons volontairement décidé de l'exprimer pour 1 gramme de poids sec animal et par heure. Cette nouvelle méthode d'expression a l'avantage de permettre de dresser des bilans azotés, connaissant la teneur d'un catabolite donné dans un animal et la quantité du même catabolite rejeté par l'animal dans le milieu.

Remarque : Les différentes techniques analytiques utilisées pour l'étude de l'excrétion azotée chez les Littorines sont récapitulées dans la figure 95.

°
° °

Les recherches effectuées jusqu'à présent sur les *Littorinidae* ont toujours été entreprises sur des animaux prélevés à marée basse, et à propos desquels la littérature ne donne que des renseignements très fragmentaires ou très rares sur leur écologie (niveau algal, mode etc...) et sur leur biologie (âge, sexe, état de maturation sexuelle,etc...).

Devant la pénurie d'observations sur ce sujet, nous nous sommes proposé de rechercher sur les quatre principales espèces de Littorines de nos côtes. les modalités et les variations éventuelles de l'excrétion azotée en fonction des facteurs abiotiques (cycle de la marée, temps d'exondation, saison, photopériodisme, etc...) et des facteurs biotiques (reproduction, âge, sexe, etc...).

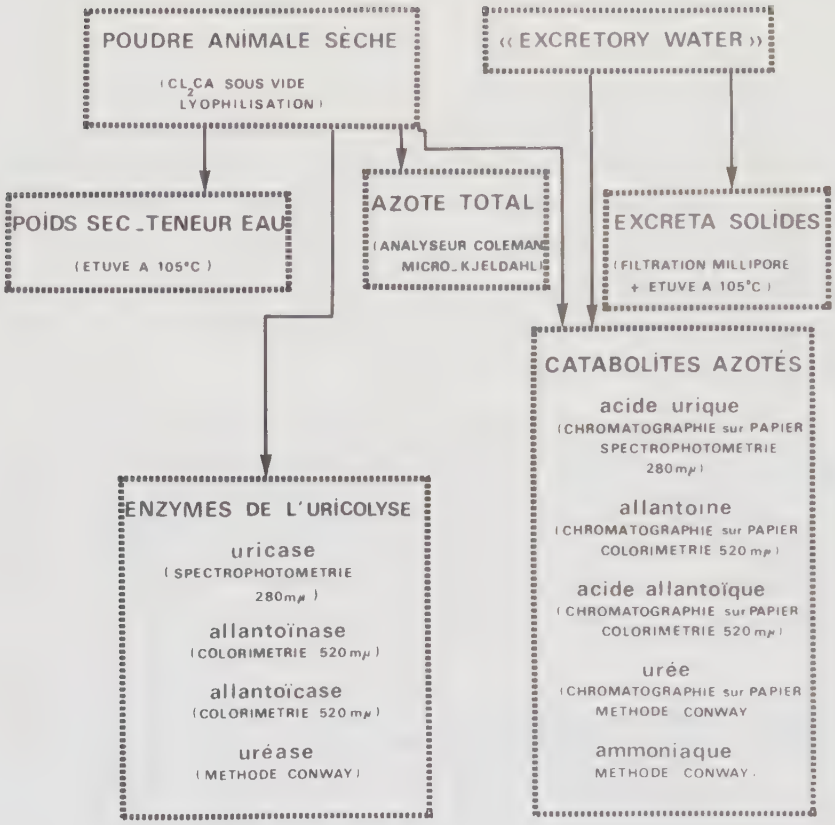


Fig. 95 - Différentes techniques analytiques utilisées pour l'étude de l'excrétion azotée chez les Littorines.

Chapitre VI

EXCRÉTION AZOTÉE, TENEUR EN EAU DES TISSUS ET FACTEURS ABIOTIQUES.

Toute étude concernant l'excrétion azotée d'un animal ne peut être dissociée de celle du "Turn-over " de l'eau. Pour cette raison, nous avons toujours cherché à relier ces deux grandes fonctions physiologiques.

Au cours de nos recherches préliminaires, nous avons déjà constaté que l'excrétion azotée et la teneur en eau des tissus, chez les Littorines, présentent des fluctuations, et varient, en général, de façon fort appréciable, selon certains facteurs internes et externes. Pour cette raison, nous nous proposons d'étudier ces fonctions non pas sur matériel "standart", mais d'en suivre les fluctuations en liaison, dans un premier temps, avec les principaux facteurs abiotiques.

A - METABOLISME DE L'EAU ET OSMOREGULATION CHEZ LES PROSOBRANCHES MARINS ET, EN PARTICULIER, CHEZ LES *LITTORINIDAE*.

L'eau représente le constituant essentiel de nombreux tissus d'animaux, tant aquatiques que terrestres. L'approvisionnement en eau s'effectue par l'apport des aliments, l'absorption d'eau et l'utilisation, bien connue, de l'eau de métabolisme. Les pertes hydriques ont surtout lieu au niveau du tégument et des organes respiratoires et excréteurs.

Les Prosobranches marins intertidaux, au cours de leur exondation,se trouvent en conditions de"sécheresse physiologique" . Par contre, à marée haute, des échanges importants d'eau et d'ions s'exercent entre l'organisme et l'eau de

mer. Certains auteurs, en nombre assez restreint, se sont intéressés à la teneur en eau des tissus des Gastéropodes Prosobranches marins. Citons les travaux de BALLAUD (1899) chez *Littorina littorea* (L.), SIMROTH (1904) chez *Haliotis tuberculata* L., ALBRECHT (1921) chez *Lottia gigantea* Gray, GOWANLOCH (1927) chez *Buccinum undatum* L. et FISCHER P.H. (1941) chez *Thais lapillus* (L.), *Littorina neritoides* (L.) et *Murex* sp. Cependant dans la plupart des ces travaux, les conditions de prélèvements des sujets sont soit omises soit décrites de façon superficielle (Tabl.76).

Espèces	% d'eau	Auteurs
Lottia gigantea Gray	73,8	ALBRECHT (1921)
Haliotis sp. L.	70,9	" "
Haliotis tuberculata L.	76,8	SIMROTH (1904)
Littorina littorea (L.)	73,3	BALLAUD (1899)
Littorina neritoides (L.) émergé	66,0	FISCHER P.H. (1941)
Buccinum undatum L.	79 - 82	GOWANLOCH (1927)
Thais lapillus (L.) immergé	91,9	FISCHER P.H. (1941)
" " émergé	79,0-88,8	" "
Murex brandaris (L.) immergé	84,7-90,6	" "
Murex trunculus (L.) émergé	88,4	" "
Aporrhais pes-pelicani (L.) immergé	92,3-92,6	" "
" " émergé	90,9	" "

Tabl. 76 : Teneur en eau de quelques Mollusques Gastéropodes Prosobranches.

En ce qui concerne l'osmorégulation, il est admis généralement que le sang des Prosobranches marins est isotonique à l'eau de mer et que la régulation est limitée à certains ions (surtout K^+ et Ca^{++}).

Certaines espèces peuvent supporter des variations de la pression osmotique externe : à l'intérieur de certaines limites, leur pression osmotique interne peut s'ajuster, à quelques légères différences près, à la pression externe ou bien, en dehors de ces limites, rester à une valeur stable, indépendante du milieu extérieur, grâce à la filtration du sang et la réabsorption de certains composés au niveau du rein (POTTS, 1967 ; RUMSEY, 1973). Ainsi, le bigorneau comestible *Littorina littorea* est capable de s'adapter à différentes conditions de salinité;

TOPPING et FULLER (1942) le trouvent dans des estuaires où la salinité est inférieure à 9 ‰ et KLEKOWSKI (1963) en récolte dans la Baltique (12 ‰). *Littorina littorea* est capable de s'acclimater à ces différentes salinités grâce à des variations possibles de sa pression osmotique et de la concentration ionique de son hémolymphe, et il existe une relation entre le pH de l'eau de mer et celui de l'hémolymphe, ce dernier étant légèrement supérieur de 0,4 unités au précédent (RUMSEY, 1973) . TODD (1962, 1964) constate que *Littorina littorea* est isosmotique dans une eau dont la salinité est S = 17 à 36 ‰, puis devient de plus en plus hyperosmotique pour des salinités plus faibles S = 8,8 ‰. (Tabl. 77). De outre, dans ce dernier cas, il constate que le seuil de la concentration osmotique du sang, nécessaire à la survie en basse salinité , est fonction de l'interaction température - salinité, et que *Littorina littoralis* a une tolérance plus faible que *Littorina littorea*. Rappelons néanmoins que REMMERT (1968) affirme que les espèces européennes du genre *Littorina* ne possèdent pas d'osmorégulation, et qu'elles ne constituent pas un modèle pour expliquer l'origine des Gastéropodes terrestres.

Δ °C sang	Δ °C eau de mer	Période nécessaire à l'équilibration
-1,99	-1,97	2 à 21 jours
-1,42	-1,42	4 à 7 jours
-0,97	-0,97	3 à 7 jours
-1,06	-0,48	3 à 7 jours

Tabl. 77 : Relation entre l'abaissement cryoscopique (Δ °C) du sang de *Littorina littorea* (L.) et celui de l'eau de mer (selon TODD,1962).

On sait que le métabolisme de l'eau est intimement lié à l'excrétion azotée. Ainsi, la capacité de concentrer l'urine pour excréter des catabolites azotés de plus en plus "secs" est un moyen important d'économiser de l'eau (voir introduction de la seconde partie). De plus, certains composés azotés comme l'urée peuvent jouer un rôle important dans l'osmorégulation.

B - EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU ET CYCLE DE LA MAREE.

Les résultats exposés dans ce chapitre se rapportent aux variations qualitatives et quantitatives de la teneur en eau des tissus des Littorines, de l'activité des diverses enzymes de l'uricolyse et de la teneur des divers catabolites azotés présents dans l'animal ou rejetés dans le milieu. Y sera également définie la quantité des excreta solides rejetés par l'animal au cours de la marée.

Enfin, les conditions climatiques et hydrologiques étant variables d'une marée à une autre, les valeurs enregistrées au cours des différentes expériences peuvent présenter également des variations, mais l'allure générale des courbes obtenues est sensiblement la même. Pour cette raison, nous présenterons toujours les résultats enregistrés lors de deux marées effectuées à deux moments différents de l'année.

1) Résultats obtenus chez *Littorina littorea* (L.), adulte.

Les recherches sont conduites chez des individus adultes dont la coquille a une hauteur supérieure à 10 mm, ce qui permet de les repérer facilement sur le terrain.

a - Teneur en eau.

La teneur en eau des tissus de *Littorina littorea*, adulte, est de l'ordre de 66 à 71 % à marée haute ; elle diminue tout au long de la période d'exondation pour atteindre un minimum voisin de 60 à 61 %, quelques instants avant le retour de l'eau de mer. Elle s'élève alors de nouveau pour retrouver sa valeur normale initiale (Fig. 96).

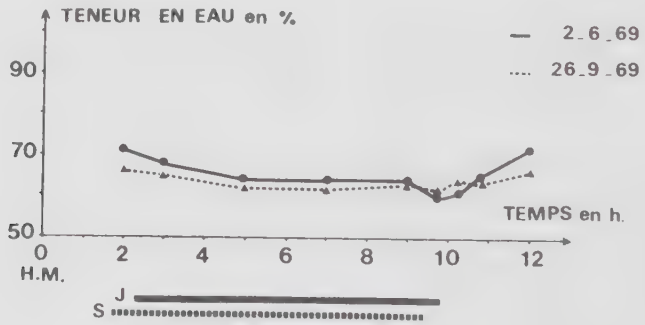


Fig. 96 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée du 2 juin 1969, de coefficient 93 et par (S) pour celle du 26 septembre 1969, de coefficient 106).

Ainsi, le bigorneau comestible subit une dessication relativement importante (de 5 à 10 %) au cours de son exondation, et doit lutter contre elle pour survivre. En outre, plus la température ambiante est élevée et le taux d'humidité est faible, et plus la dessication enregistrée est importante.

b - Enzymes de l'uricolyse.

Littorina littorea, adulte, possède une chaîne enzymatique uricolytique complète lui permettant de dégrader les substances puriques jusqu'au stade de l'ammoniaque (DAGUZAN, 1971).

-- L'uricase : (Fig. 97,A) est fortement active à marée haute ; elle le devient beaucoup moins à marée basse et ne semble même plus dégrader l'acide urique présent. Dès que l'eau de mer, au cours de la marée montante, atteint les bigorneaux, l'uricase redevient très active, fonctionnelle et dégrade l'acide urique (DAGUZAN, 1970).

-- L'allantoïnase : (Fig. 97,B) n'a jamais été signalée, jusqu'à présent, chez les Gastéropodes Prosobranches *Littorinidae* . Pourtant, nous avons pu la mettre en évidence dans le matériel récolté au cours des diverses marées effectuées,mais uniquement chez les individus immergés ou bien au début de leur exondation. De plus, son niveau d'activité enzymatique est très faible puisqu'il est de l'ordre de 0,8 micromoles d'allantoïne dégradée pour 1 gramme de poids sec animal, dans les conditions définies antérieurement. Ainsi, comme l'uricase, mais avec une activité beaucoup moins élevée, elle semble devenir inactive durant l'exondation, et ne peut dégrader l'allantoïne qu'au cours de l'immersion.

-- L'allantoïcase : (Fig. 97,C) est également mise en évidence, pour la première fois, chez *Littorina littorea* adulte. Son niveau d'activité est légèrement plus élevé que celui de l'allantoïnase, mais paraît rester constant aussi bien à marée haute qu'à marée basse.

-- L'uréase : (Fig. 97,D) possède une très grande activitée enzymatique puisqu' elle va jusqu'à atteindre une valeur de 180 micromoles d'urée dégradée pour 1 gramme de poudre sèche animale et dans les conditions définies. Elle paraît également devenir plus active au moment où l'eau de mer recouvre les bigorneaux exondés durant plusieurs heures.

A la suite de cette étude des diverses enzymes de l'uricolyse chez *Littorina littorea*, il est bon d'en tirer les caractères originaux suivants :

- *Toutes les enzymes de l'uricolyse sont présentes chez l'adulte ; l'uricase et l'uréase sont très actives, tandis que l'allantoïnase et l'allantoïcase ont des niveaux d'activité très faibles.*

- *Ces enzymes plus ou moins actives à marée haute, le deviennent beaucoup moins ou même s'inactivent durant la période d'exondation et ne redeviennent très actives et fonctionnelles qu'au moment où l'eau de mer atteint de nouveau les bigorneaux, au cours de la marée montante.*

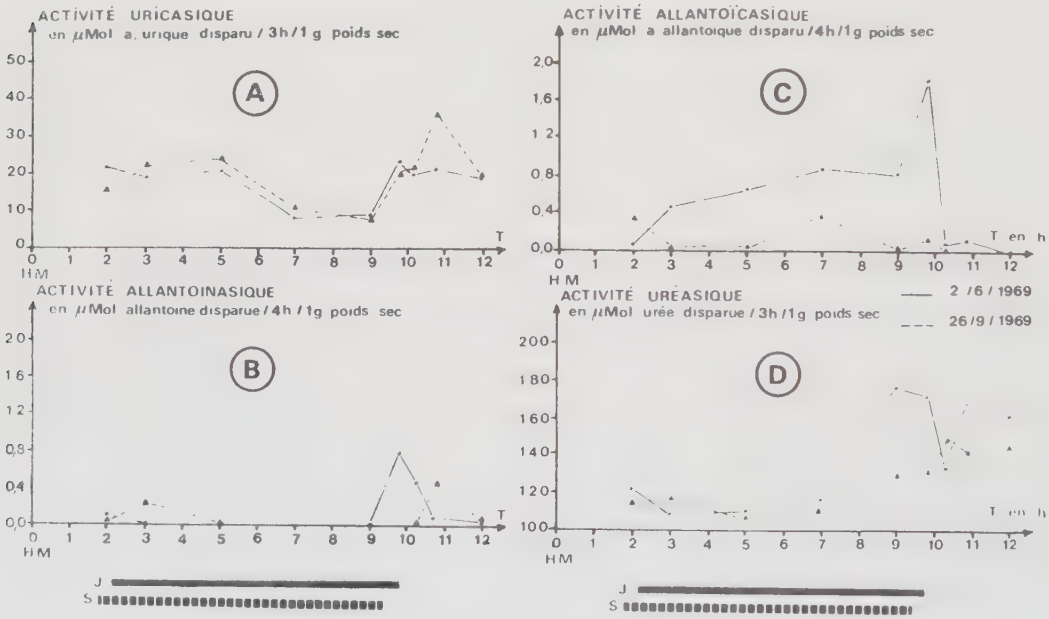


Fig. 97 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée du 2 juin 1969 et par (S) pour celle du 26 septembre 1969).

c - Catabolites azotés présents dans l'animal.

Tous les catabolites azotés formant les divers maillons de la chaîne de l'uricolyse, sont présents chez le bigorneau comestible.

-- L'acide urique : (Fig. 98,A) semble être accumulé par l'animal au cours de

l'exondation où il représente de 3 à 5 % de l'azote total selon la saison, puis rejeté ou dégradé totalement dans la demi-heure qui suit l'arrivée de l'eau de mer, au cours de la marée montante. Il se produit ainsi une véritable décharge d'acide urique (DAGUZAN, 1970).

-- L'allantoïne : (Fig. 98,B) n'a pu être caractérisée qu'au cours de l'exondation et en faible quantité. Comme, pour l'acide urique, il y aurait stockage de l'allantoïne à marée basse et dégradation ou rejet à l'immersion.

-- L'acide allantoïque : (Fig. 98,C) existe chez *Littorina littorea*, adulte, aussi bien durant l'exondation que pendant l'immersion, mais en faible quantité.

-- L'urée : (Fig. 98,D) est présente en quantité notable puisqu'elle peut atteindre plus de 10 milligrammes pour 1 gramme de poudre animale sèche, mais elle semble être accumulée également au cours de l'exondation et rejetée à marée haute.

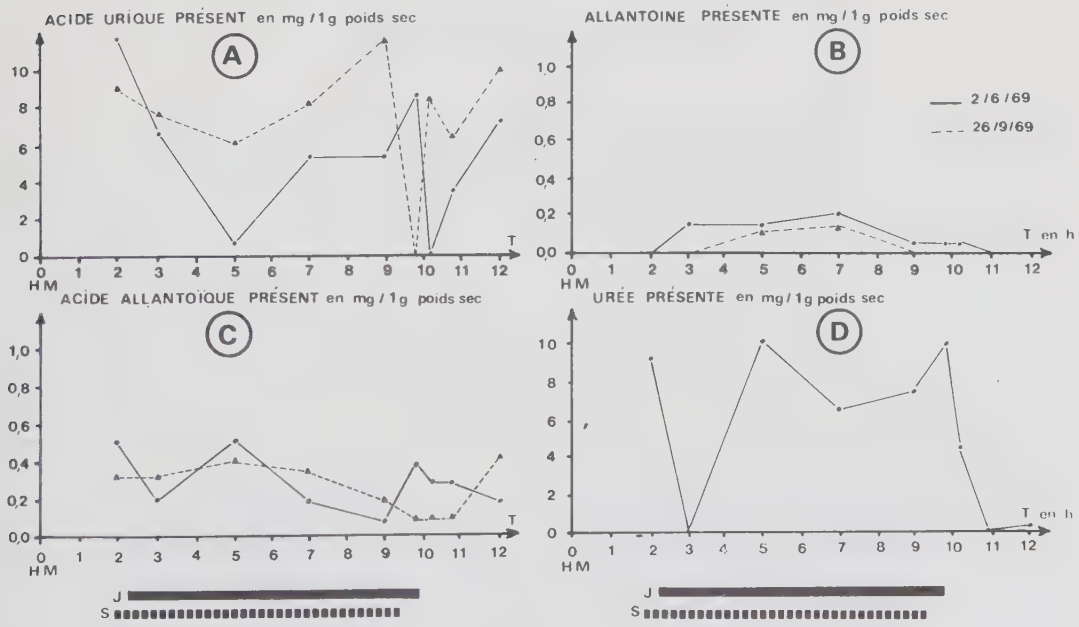


Fig. 98 - Variations des divers catabolites azotés de l'uricolyse présents chez *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée du 2 juin 1969 et par (S) pour celle du 26 septembre 1969).

De l'ammoniaque (Fig. 99) a enfin été mise en évidence sur du matériel stabilisé en immersion, désséché, puis analysé . On peut penser qu'il s'agit ici d'ammoniaque liée à d'autres substances,et se demander si des pertes d'ammoniaque volatile n'ont pas lieu au cours de la dessication (1) . L'ammoniaque ainsi mise en évidence semble montrer une chute importante au début et à la fin de l'exondation.

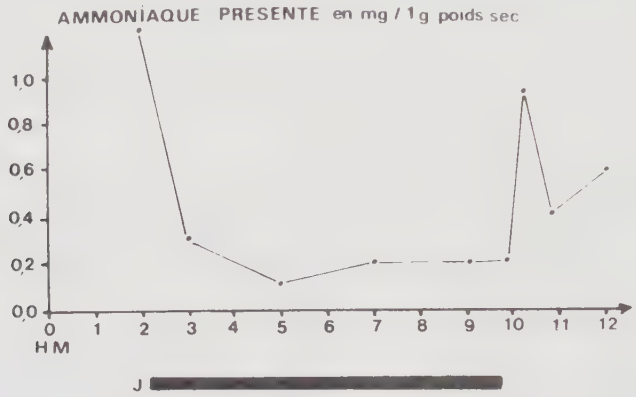


Fig. 99 - Ammoniaque dosée dans les poudres sèches de *Littorina littorea* (L.), adulte, aux diverses phases du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée du 2 juin 1969).

Ainsi, à la suite de ces recherches sur les catabolites azotés de la chaîne de l'uricolyse de *Littorina littorea*, adulte, on constate qu'il existe une corrélation étroite entre chaque enzyme, le substrat dégradé et le corps résultant de la dégradation enzymatique. Enfin, les allures des courbes enregistrées sont sensiblement identiques et permettent de retenir les faits suivants :

- *Tous les catabolites azotés formant les divers maillons de la chaîne de l'uricolyse existent chez l'adulte, les plus importants étant surtout l'acide urique et l'urée.*
- *Pour la plupart d'entre eux, il semble qu'il y ait dégradation ou rejet au début et à la fin de la période d'exondation.*

---

(1) On sait que le groupement $ClNH_3$ est volatil, même en milieu légèrement acide.

d - Catabolites azotés excrétés.

Grâce à la technique de l'"excretory water" que nous avons mise au point, il est possible de montrer que, durant leur exondation, les individus de *Littorina littorea*, adultes, excrètent de l'acide urique et de l'urée, tandis qu'au cours de l'immersion, ils éliminent de l'acide urique, de l'ammoniaque, de l'allantoïne et quelques traces d'urée (Tabl. 78), (Fig. 100).

Catabolites azotés excrétés en mg/1g poids sec animal /1h.	Emersion	Immersion
Acide urique	0,94	1,30
Allantoïne	0	0,03
Acide allantoïque	0	0
Urée	0,02	traces
Ammoniaque	0	0,04

Tabl. 78 : Catabolites azotés de l'uricolyse excrétés par *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée du 12/2/71.

La présence d'allantoïne et d'ammoniaque uniquement à marée haute, peut s'expliquer par le fait que les enzymes de l'uricolyse deviennent moins actives ou même s'inactivent durant la période d'exondation et ne redeviennent fonctionnelles

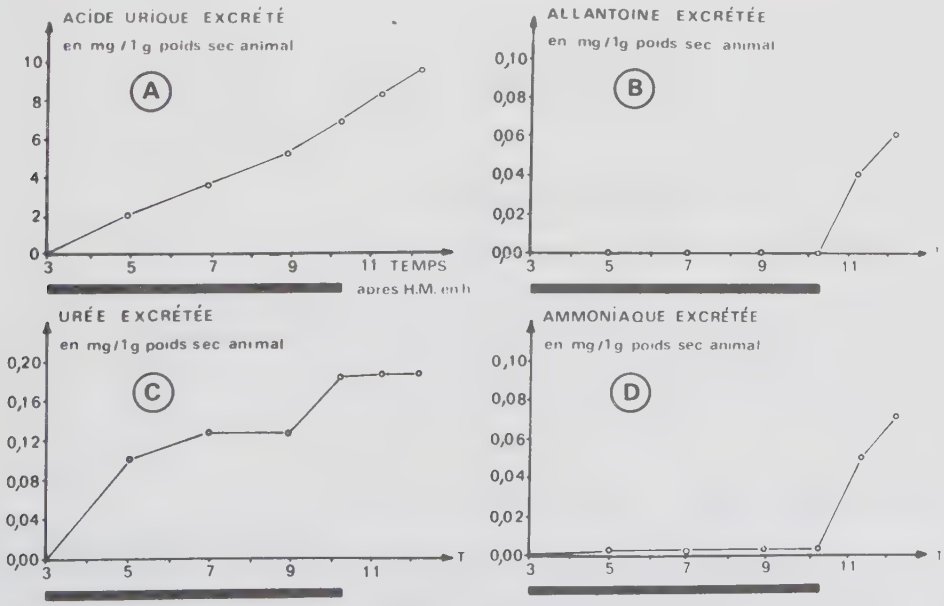


Fig. 100 - Les divers catabolites azotés de l'uricolyse excrétés par *Littorina littorea* (L.) adulte, en fonction du cycle de la marée.
(Les bandes noires représentent la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 12 février 1971, de coefficient 85).

qu'au moment où l'eau de mer atteint de nouveau les bigorneaux, au cours de la marée montante. L'urée éliminée à marée basse ne peut provenir dans sa totalité, du catabolisme urique ; elle doit vraisemblablement provenir du catabolisme protidique ou être d'origine exogène.

e - Excreta solides rejetés par l'animal.

Littorina littorea rejette tout au long du cycle de la marée des excreta solides, sous forme d'un chapelet de boulettes fécales, composées essentiellement de résidus alimentaires (Fig. 101). Au cours de leur exondation, les divers individus éliminent de façon régulière environ 7 milligrammes d'excreta solides par heure et par gramme de poids sec animal. Dès que l'eau de mer, à la marée montante, les recouvre, il se produit une véritable décharge de fèces (10,5 mg / g poids sec animal) durant la première heure d'immersion, puis la quantité d'excreta solides redevient voisine de celle enregistrée lors de l'émersion.

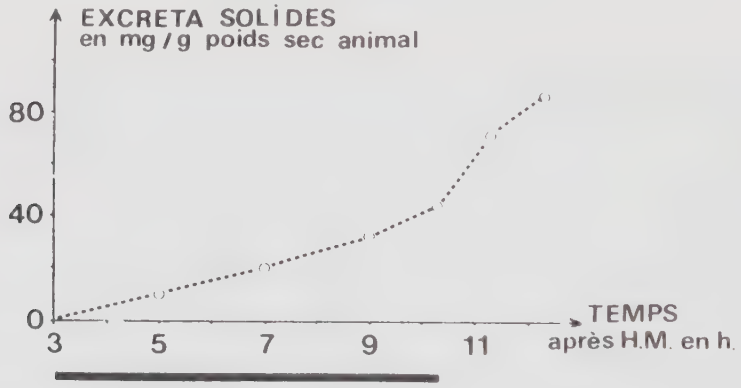


Fig. 101 - Excreta solides de *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(La bande noire représente la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 12 février 1971).

2) Résultats obtenus chez *Littorina neritoides* (L.), adulte.

Ces recherches ont porté sur des sujets adultes, caractérisés par une coquille d'au moins 2,20 millimètres de hauteur.

a - Teneur en eau .

La teneur en eau de *Littorina neritoides* est voisine de 70 %, trois heures après le début de l'exondation, elle décroît progressivement, tout au cours de la période d'émersion, pour atteindre un minimum de 62 à 65 % au bout de dix heures environ (Fig. 102). Puis, dès le début de leur immersion, à marée montante, les individus montrent alors une teneur en eau de leurs tissus beaucoup plus importante, qui va rapidement atteindre une valeur maximale de 77 à 80 %. Enfin , l'eau de mer se retirant, la teneur hydrique diminue de nouveau.

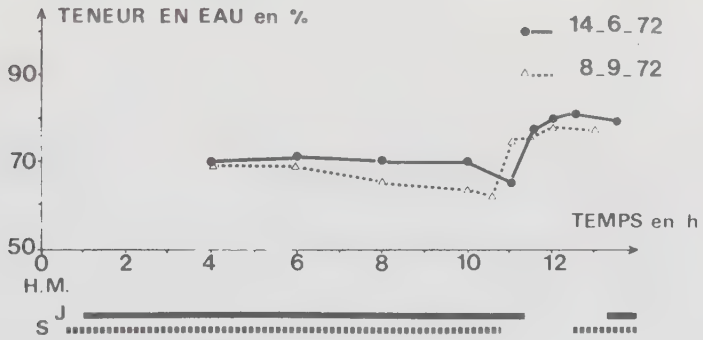


Fig. 102 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina neritoides* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée du 14 juin 1972 de coefficient 87 et par (S) pour celle du 8 septembre 1972, de coefficient 95).

Ainsi, l'espèce supra-littorale *Littorina neritoides* bien que possédant une coquille imperméable et vivant très souvent dans un micro-climat à forte hygrométrie, peut cependant supporter une dessication importante (environ 15 %). Ceci est probablement en relation avec son habitat devenu pratiquement terrestre. Ainsi, *Littorina neritoides* est parfaitement adapté à la vie hors de l'eau de mer.

b - Enzymes de l'uricolyse.

Littorina neritoides, adulte, présente une chaîne uricolytique incomplète, l'allantoïnase n'existe pas, si bien que le terme ultime de la dégradation

des bases puriques ne peut être l'allantoïne.

-- L'uricase : (Fig. 103,A) a une activité enzymatique relativement élevée aussi bien à marée basse qu'à marée haute. De plus, il ne semble pas, *a priori*, que l'absence d'eau provoque une diminution importante ou une inhibition de l'activité uricasique comme c'est le cas chez *Littorina littorea*. Par contre, l'enzyme paraît être légèrement moins active au cours de l'immersion des sujets.

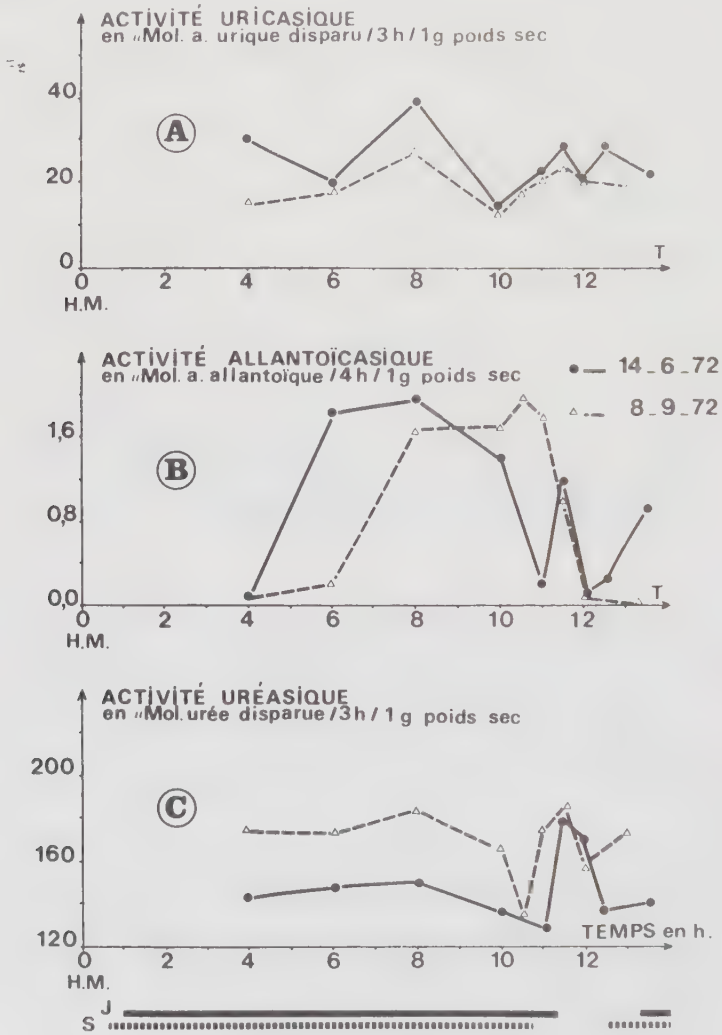


Fig. 103 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina neritoides* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée du 14 juin 1972 et par (S) pour celle du 8 septembre 1972).

-- L'allantoïcase : (Fig. 103,B) existe chez *Littorina neritoides* avec un taux d'activité très faible, de l'ordre de 1,8 micro-moles d'acide allantoïque dégradé pour 1 gramme de poids sec animal, dans les conditions définies. De même que pour l'uricase, il apparaît très nettement que l'activité allantoïcasique est moins élevée durant l'immersion des animaux que lors de leur exondation.

-- L'uréase : (Fig. 103,C) possède une activité enzymatique très importante puisqu'elle atteint un niveau d'activité sensiblement égal à celui de *Littorina littorea* (184 micro-moles d'urée dégradée pour 1 gramme de poudre sèche animale) . Elle semble devenir moins active au cours de la phase exondée et présente une reprise d'activité élevée quand l'eau de mer, lors de la marée montante, recouvre les individus exondés depuis plusieurs heures.

Ainsi, chez *Littorina neritoides*, adulte, l'uricolyse se caractérise par :

- *Une chaîne enzymatique uricolytique incomplète par l'absence d'allantoïnase; l'uricase et l'uréase sont très actives, par contre l'allantoïcase a un niveau d'activité très faible.*
- *L'uricase et l'allantoïcase semblent être légèrement moins actives à marée haute qu'à marée basse, la présence de l'eau de mer diminuant ou inhibant peut être leurs activités enzymatiques ; par contre, l'uréase montre une augmentation très notable de son activité pendant l'immersion, bien que cette dernière soit toujours de courte durée.*

c - Catabolites azotés présents dans l'animal.

Des divers catabolites azotés constituant les différents maillons de la chaine de l'uricolyse, chez *Littorina neritoides*, seuls l'acide urique, l'urée et l'ammoniaque ont pu être mis en évidence.

-- L'acide urique : (Fig. 104,A) constitue un catabolite très important, puisque sa teneur peut atteindre, à marée basse, un maximum de 55 milligrammes pour 1 gramme de poids sec animal, soit 4 à 5 % de l'azote total, valeur proche de celle enregistrée par NEEDHAM (1935) chez *Pomatias elegans* (Müller) (80 mg/g poids sec). De plus, il semble qu'au cours de la brève immersion des sujets, l'acide urique soit stocké et non rejeté ou dégradé.

-- L'absence d'allantoïne, malgré la mise en évidence *in vitro* d'une uricase

active, conduit à se demander si l'uricase est vraiment active *in vivo*, ou si l'acide urique, au lieu d'être dégradé selon le schéma classique, n'est pas entraîné dans une autre voie.

-- L'acide allantoïque ne se formant pas par suite de l'absence des enzymes nécessaires, on peut penser que l'allantoïcase est un reste d'une chaîne enzymatique, antérieurement complète, mais actuellement en voie de régression.

-- L'urée : (Fig. 104,B) est présente chez *Littorina neritoides*, mais en faible quantité, avec une teneur minimale durant la phase immergée. Son origine ne peut être que protidique ou exogène.

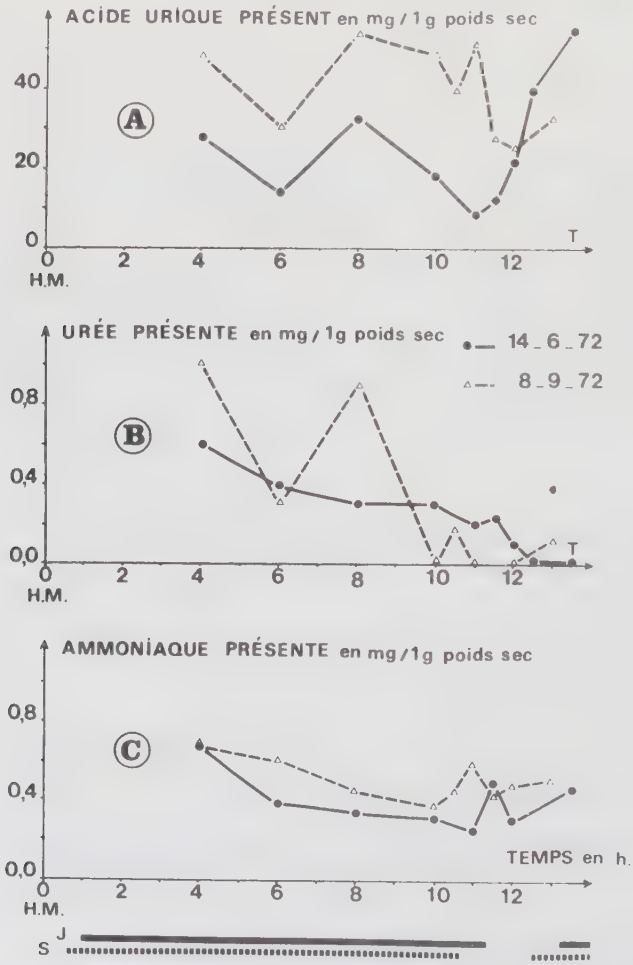


Fig. 104 - Variations des divers catabolites azotés de l'uricolyse présents chez *Littorina neritoides* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée du 14 juin 1972 et par (S) pour celle du 8 septembre 1972).

-- L'ammoniaque : (Fig. 104,C), fixée, est mise en évidence, pendant tout le cycle de la marée, mais elle montre un maximum, au moment où l'eau de mer les recouvre, à marée montante. En ce qui concerne la dégradation de l'urée, il existe une parfaite corrélation entre l'enzyme (uréase), le substrat dégradé (urée) et le catabolite formé (ammoniaque), ce qui démontre là que l'uréase est bien fonctionnelle.

Ainsi, chez *Littorina neritoides*, adulte, on peut noter que :
- *Parmi les catabolites azotés formant les maillons de la chaîne de l'uricolyse, seuls l'acide urique, l'urée et l'ammoniaque existent, les plus importants étant l'acide urique et l'urée.*
- *L'acide urique et l'urée semblent être dégradés ou excrétés, aussi bien lors de l'exondation que durant l'immersion des individus.* Littorina neritoides *est ainsi pratiquement affranchi du milieu aquatique marin.*

d - Catabolites azotés excrétés.

Littorina neritoides excrète de l'acide urique de façon très importante et un peu d'urée (Tabl. 79 ; fig. 105). La quantité d'acide urique éliminée au cours de l'immersion des individus représente presque le double de celle rejetée durant la place exondée ; par contre, pour l'urée, le phénomène inverse se produit. Ceci confirme bien nos résultats enregistrés précédemment.

De plus, l'acide urique éliminé, tant en immersion qu'en émersion, atteint toujours un taux très important, et on peut penser que de telles quantités ne sont pas dues au seul catabolisme nucléique endogène.

Catabolites azotés excrétés en mg/1g poids sec animal/1h.	Emersion	Immersion
Acide urique	6,38	12,19
Allantoïne	0	0
Acide allantoïque	0	0
Urée	0,44	0,18
Ammoniaque	0	0

Tabl. 79 : Catabolites azotés de l'uricolyse excrétés par *Littorina neritoides* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée du 10/10/72

Enfin, de l'ammoniaque n'a pu être mise en évidence parmi les catabolites azotés rejetés, ce qui laisse à penser qu'elle est probablement rejetée sous forme gazeuse, difficile à récupérer.

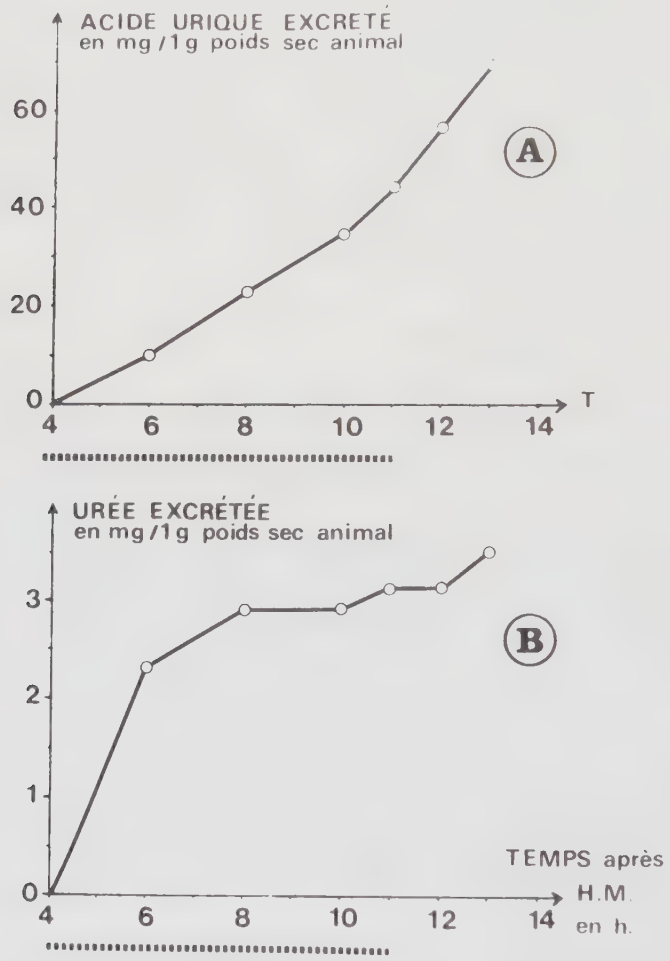


Fig. 105 - Les divers catabolites azotés de l'uricolyse excrétés par *Littorina neritoides* (L.) adulte, en fonction du cycle de la marée.
(Les bandes hachurées représentent la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 10 octobre 1972, de coefficient 82).

e - Excreta solides rejetés par l'animal.

Comme pour *Littorina littorea*, les excreta solides rejetés par *Littorina neritoides* varient selon la phase de la marée considérée (Fig. 106). La quantité d'excreta à marée basse (17,8 mg/1g poids sec animal/1h) est beaucoup moindre que celle enregistrée à marée haute (27,5 mg/1g poids sec animal/1h). L'eau jouerait un rôle de stimulateur de la défécation des animaux.

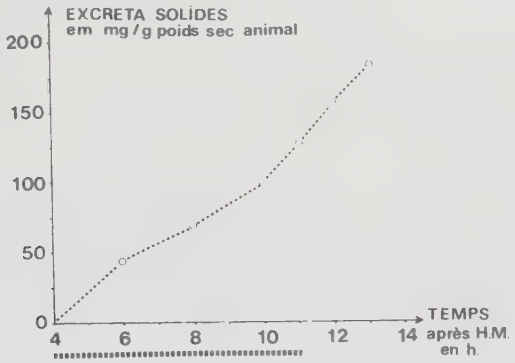


Fig. 106 - Excreta solides de *Littorina neritoides* (L.) adulte, en fonction du cycle de la marée.
(La bande hachurée représente la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 10 octobre 1972).

3) Résultats obtenus chez *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte.

Les sujets étudiés sont adultes et possèdent une coquille dont la hauteur (h) est supérieure à 4 millimètres, cette valeur ayant été déterminée grâce à nos recherches relatives à la croissance des Littorines (cf.chapitre III).

a - Teneur en eau.

La teneur en eau des tissus de *Littorina saxatilis* adulte, voisine de 69 à 74 % lors de l'immersion des individus, diminue progressivement au cours de l'exondation pour atteindre un minimum de 64 à 65 %, puis s'élève de nouveau, avec le retour de l'eau de mer, à marée montante, pour retrouver sa valeur normale (Fig. 107) . *Littorina saxatilis* subit donc une dessication de l'ordre de 5 à 10 % de son poids initial, mais cette dernière peut être accentuée ou atténuée ,

selon les conditions hygro-thermiques du milieu ambiant.

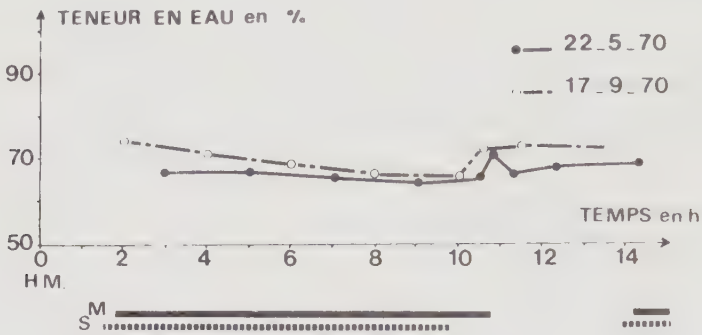


Fig. 107 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (M) pour la marée du 22 mai 1970, de coefficient 87 et par (S) pour celle du 17 septembre 1970, de coefficient 116).

b - Enzymes de l'uricolyse.

-- L'activité uricasique : (Fig. 108,A) élevée à marée haute, le devient beaucoup moins au cours de l'exondation des individus, puis redevient très importante quelques instants après que l'eau de mer ait recouvert les sujets étudiés, à la marée montante.

-- L'allantoïnase : (Fig. 108,B) est également mise en évidence chez *Littorina saxatilis*, mais uniquement au début de l'exondation ou de l'immersion des individus. Son taux d'activité est très faible, puisqu'il n'atteint qu'un maximum de 0,25 micro-moles d'allantoïne dégradée pour 1 gramme de poids sec animal dans les conditions définies antérieurement.

-- L'allantoïcase : (Fig. 108,C) existe également, mais avec un niveau d'activité légèrement plus élevé, puisqu'il peut atteindre une valeur de 1,2 micro-moles d'acide allantoïque disparu pour 1 gramme de poids sec. Elle existe aussi bien pendant la phase exondée que durant l'immersion des individus.

-- L'uréase : (Fig. 108,D) est présente, avec une activité moyenne de 25 à 70 micro-moles d'urée dégradée pour 1 gramme de poudre animale sèche. Elle paraît devenir moins active pendant l'exondation des animaux et avoir une reprise

importante d'activité quand la marée montante les recouvre.

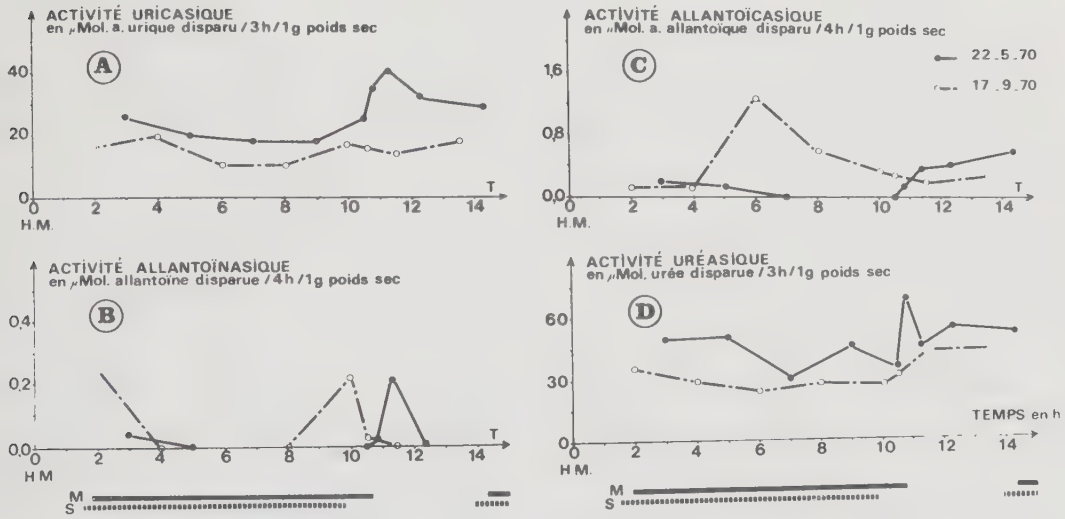


Fig. 108 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (M) pour la marée du 22 mai 1970 et par (S) pour celle du 17 septembre 1970).

De cette étude des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina saxatilis*, adulte, on peut en tirer les caractères originaux suivants :

- *Les diverses enzymes de la chaîne de l'uricolyse existent, l'uricase et l'uréase sont très actives, tandis que l'allantoïnase et l'allantoïcase possèdent des niveaux d'activité très faibles.*

- *Toutes les enzymes sont plus ou moins actives à marée haute; elles le deviennent beaucoup moins ou même s'inactivent à marée basse, et ne redeviennent très actives qu'au moment où l'eau de mer atteint de nouveau les animaux, au cours de la marée montante.*

c - Catabolites azotés présents dans l'animal.

Tous les catabolites azotés de la chaîne de l'uricolyse existent chez *Littorina saxatilis*, adulte.

— L'acide urique : (Fig. 109,A) semble être dégradé ou excrété dès que l'eau de mer recouvre les individus, au cours de la marée montante, comme pour *Littorina*

littorea. L'azote urique présent dans l'animal représente environ 1,33 % de l'azote total à marée basse, et 0,66 % à marée haute.

-- L'allantoïne : (Fig. 109,B) existe, en faible quantité mais uniquement durant l'immersion et le début de l'exondation des animaux.

-- Quelle que soit la phase de la marée considérée, l'acide allantoïque (Fig.109,C) est présent, mais en quantité relativement faible.

-- Par contre, l'urée (Fig. 109,D) n'est mise en évidence qu'au cours de l'immersion des sujets ou au début de leur exondation, tandis que l'ammoniaque ne peut être caractérisée.

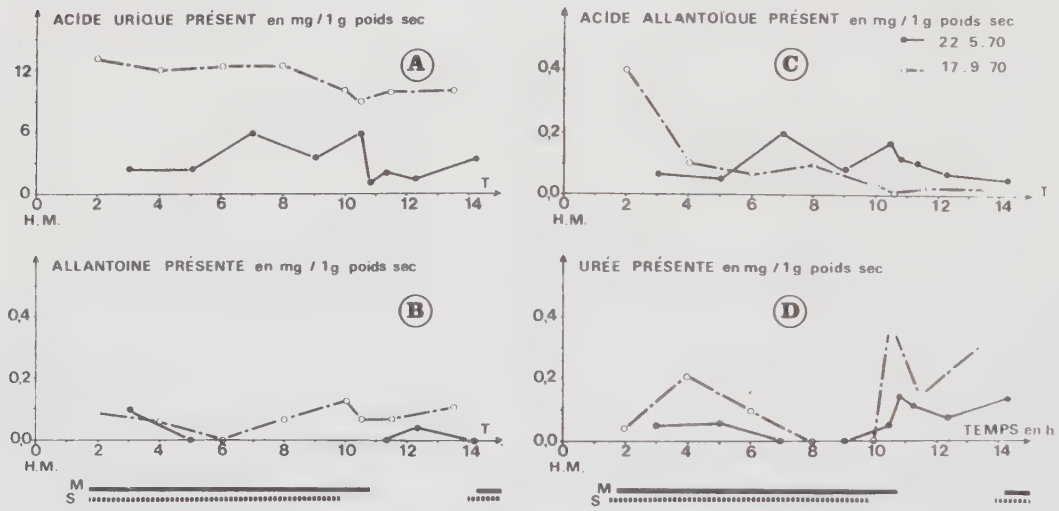


Fig. 109 - Variations des divers catabolites azotés de l'uricolyse présents chez *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (M) pour la marée du 22 mai 1970 et par (S) pour celle du 17 septembre 1970).

Ainsi, on peut affirmer que chez *Littorina saxatilis* adulte, tous les divers catabolites azotés de la chaîne de l'uricolyse existent, l'acide urique étant le plus important d'entre eux.

d - Catabolites azotés excrétés.

En analysant les divers catabolites azotés excrétés par *Littorina saxatilis*, on constate qu'il y a élimination d'acide urique et d'un peu d'acide

allantoïque durant l'exondation des individus, et d'acide urique, allantoïne, acide allantoïque et ammoniaque au cours de leur immersion (Tabl. 80,fig.110).

Catabolites azotés excrétés en mg / 1g poids sec animal/1h.	Emersion	Immersion
Acide urique	0,99	2,57
Allantoïne	0	0,02
Acide allantoïque	0,05	0,23
Urée	0	0
Ammoniaque	0	0,10

Tabl. 80 : Catabolites azotés de l'uricolyse excrétés par *Littorina saxatilis* (Olivi) adulte, en fonction du cycle de la marée (13/5/71).

Les variations de l'excrétion azotée, entre les phases émergée et immergée de la vie de nos sujets, sont en accord avec l'installation, pendant l'émersion, d'une quiescence ou "coma physiologique" qui se traduit, en particulier, par un ralentissement important de la fonction étudiée.

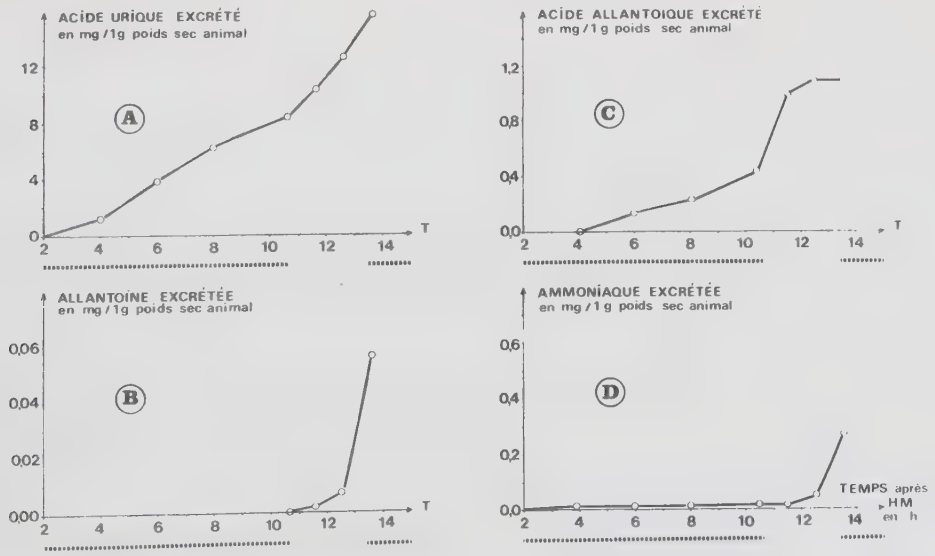


Fig. 110 - Les divers catabolites azotés de l'uricolyse excrétés par *Littorina saxatilis* (Olivi) adulte, en fonction du cycle de la marée.
(Les bandes hachurées représentent la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 13 mai 1971, de coefficient 77).

e - Excreta solides rejetés par l'animal.

La quantité d'excreta solides éliminés par *Littorina saxatilis*, adulte, est légèrement supérieure à marée haute (13,4 mg/g de poids sec animal /1h) que pendant l'exondation des sujets (10,9 mg/g de poids sec animal /1h) (Fig.111).

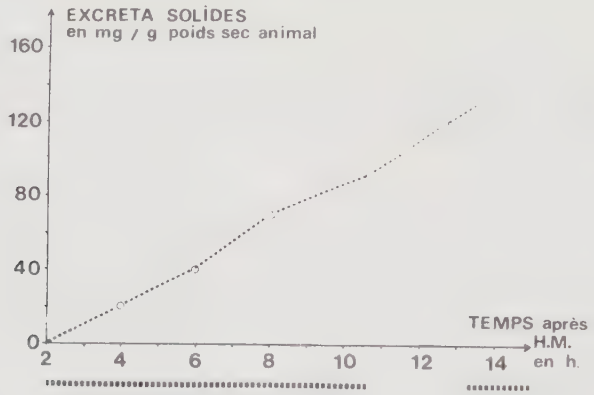


Fig. 111 - Excreta solides de *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(La bande hachurée représente la durée de l'exondation des individus de la marée du 13 mai 1971).

4) Résultats chez *Littorina littoralis* (L.), adulte.

Les sujets mis en expérience sont adultes et ont par conséquent une coquille dont la hauteur (h) est supérieure à 5 millimètres.

a - Teneur en eau.

Les variations de la teneur en eau des tissus de *Littorina littoralis* sont relativement faibles, ceci étant dû à la courte durée d'exondation des individus d'une part, et à l'habitat algal (*Ascophyllum nodosum* - *Fucus vesiculosus*) dense et à hygrométrie importante d'autre part. La teneur en eau, voisine de 74 à 76 % à marée haute, ne diminue que légèrement au cours de l'exondation des animaux (72 à 73 %), puis revient à son taux antérieur dès que l'eau de mer recouvre de nouveau les animaux (Fig. 112). *Littorina littoralis* adulte subit donc une faible dessication, de l'ordre de 2 à 3 % de son poids initial, comme c'est

le cas ici pour la période hivernale, mais cette déshydratation augmente légèrement durant la saison estivale où elle peut atteindre une valeur de 5 à 6 %.

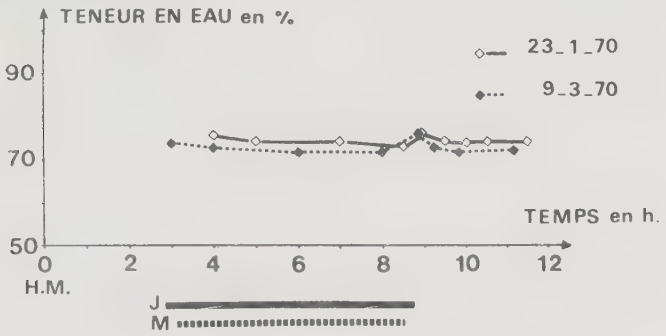


Fig. 112 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina littoralis* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée du 23 janvier 1970, de coefficient 74 et par (M) pour celle du 9 mars 1970, de coefficient 114).

b - Enzymes de l'uricolyse.

-- L'uricase : (Fig. 113,A) présente une activité importante chez les individus immergés; cette activité diminue au cours de l'exondation des sujets.

-- L'allantoïnase : (Fig. 113,B) existe, mais uniquement à marée haute. Son activité est faible de l'ordre de 0,2 à 1,2 micro-moles d'allantoïne dégradée pour 1 gramme de poids sec animal, dans les conditions définies.

-- L'allantoïcase : (Fig. 113,C) présente le même phénomène que l'allantoïnase, mais avec une activité plus faible (0,2 à 0,8 micro-moles d'acide allantoïque disparu pour 1 gramme de poids sec).

-- L'uréase : (Fig.113,D) a une activité relativement élevée, plus intense au cours de l'immersion des individus que lors de leur exondation.

A la suite de cette étude, il semble que chez *Littorina littoralis*, adulte :

- *Toutes les enzymes de l'uricolyse existent, mais seules l'uricase et l'uréase sont très actives.*

- Ces enzymes présentant des activités variables durant l'immersion des individus, deviennent moins actives ou même s'inactivent totalement pendant leur exondation.

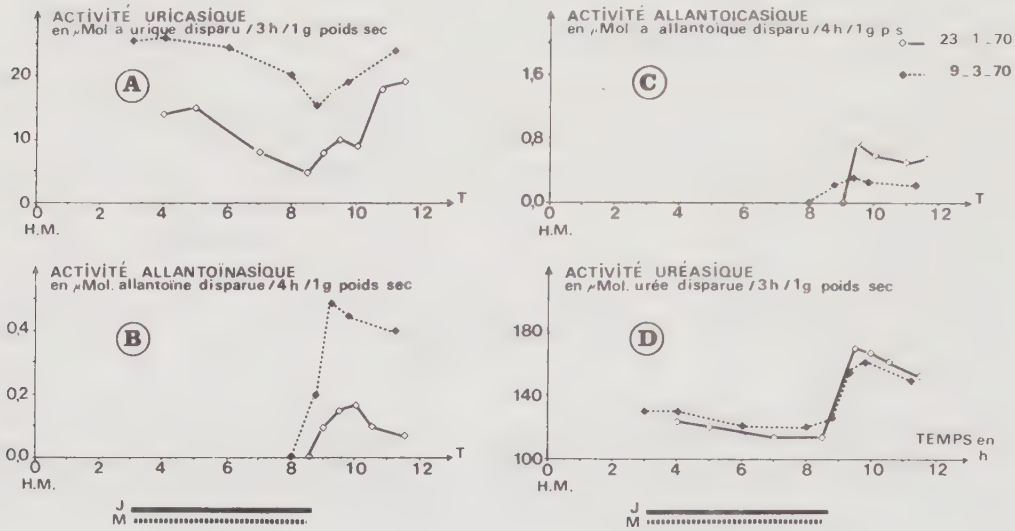


Fig. 113 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina littoralis* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. : haute mer .- La durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée du 23 janvier 1970 et par (M) pour celle du 9 mars 1970).

c - Catabolites azotés présents dans l'animal.

Les différents catabolites azotés formant les divers maillons de la chaîne de l'uricolyse, existent chez *Littorina littoralis*, adulte.

-- L'acide urique : (Fig. 114,A) est présent, en quantité notable, de l'ordre de 12,60 milligrammes pour 1 gramme de poids sec animal, au maximum (soit 2 à 3 % environ de l'azote total). Le retour de l'eau de mer , à marée montante, ne provoque pas, comme c'est le cas chez *Littorina littorea*, une diminution brusque de la teneur en acide urique , que ce soit à la suite d'une décharge ou d'une dégradation enzymatique.

-- L'allantoïne : (Fig. 114,B) n'est décelable qu'au cours de l'immersion des sujets et en quantité très faible.

-- L'acide allantoïque : (Fig. 114,C) est présent, aussi bien à marée basse qu'à marée haute, avec cependant une légère supériorité au cours de l'immersion des individus.

-- l'urée ne peut être mise en évidence de façon notable ; elle n'existe qu'à certains moments, et à l'état de traces.

-- Enfin, l'ammoniaque (Fig. 114,D) existe tout au long du cycle de la marée, mais de façon plus importante, au moment où l'eau de mer atteint les individus , au cours de la marée montante.

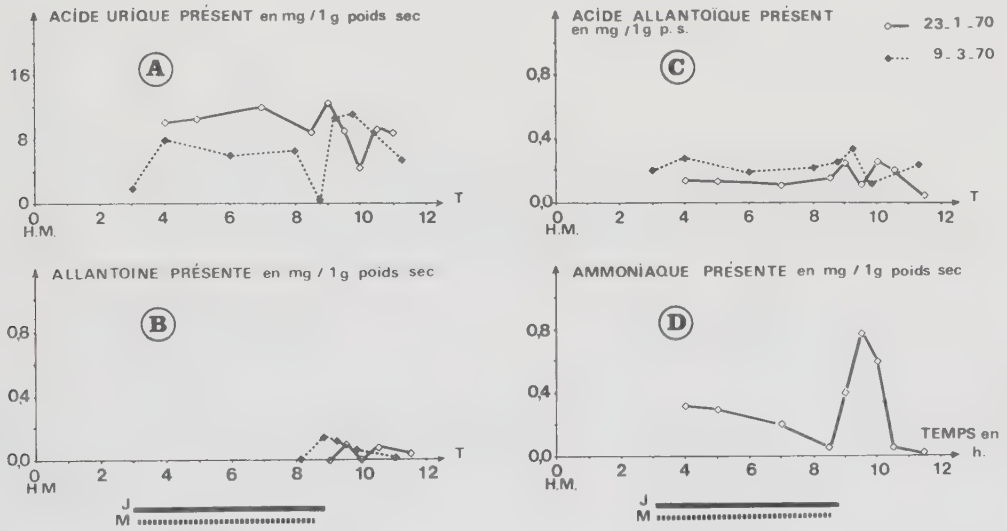


Fig. 114 - Variations des divers catabolites azotés de l'uricolyse présents chez *Littorina littoralis* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(H.M. :haute mer.- La durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée du 23 janvier 1970 et par (M) pour celle du 9 mars 1970).

Ainsi, on peut affirmer que chez *Littorina littoralis* adulte, tous *les catabolites azotés de la chaîne uricolytique existent, certains à l'état de traces, d'autres en quantités plus importantes, en particulier l'acide urique.*

d - Catabolites azotés excrétés.

Comme pour les autres espèces, grâce à la technique de l'"excretory water", il apparaît très nettement que l'excrétion azotée de *Littorina littoralis* adulte, varie qualitativement et quantitativement en fonction du cycle de la marée (Tabl. 81 ; fig. 115 et 116).

Catabolites azotés excrétés en mg / 1g poids sec animal/ 1h.	Emersion	Immersion
Acide urique	2,37	3,28
Allantoïne	0	0,02
Acide allantoïque	0	0,02
Urée	0,09	0,11
Ammoniaque	0,06	0,11

Tabl. 81 : Catabolites azotés de l'uricolyse excrétés par *Littorina littoralis* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée (13/5/71).

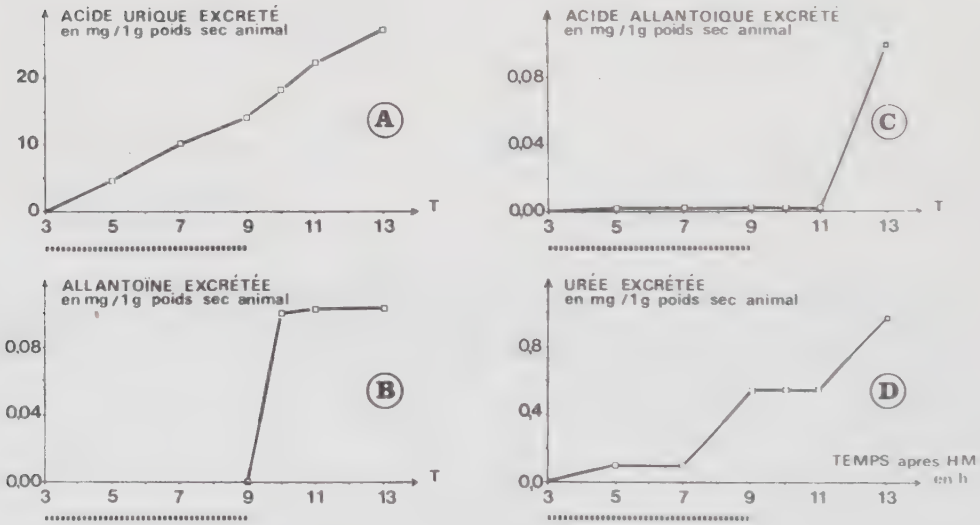


Fig. 115 - Les divers catabolites azotés de l'uricolyse excrétés par *Littorina littoralis* (L.) adulte, en fonction du cycle de la marée.
(Les bandes hachurées représentent la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 13 mai 1971, de coefficient 77)

Durant leur exondation, les individus excrètent de l'acide urique, de l'urée et un peu d'ammoniaque. Par contre, au cours de leur immersion, ils rejettent de l'acide urique, un peu d'allantoïne et d'acide allantoïque, de l'urée et de l'ammoniaque.

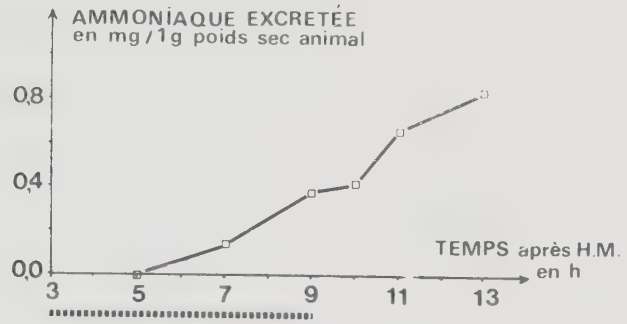


Fig. 116 - Excrétion d'ammoniaque par *Littorina littoralis* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(La bande hachurée représente la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 13 mai 1971, de coefficient 77).

e - Excreta solides rejetés par l'animal.

La quantité d'excreta solides éliminés est surtout importante au début de l'exondation et de l'immersion des individus. Elle représente environ 5,1 mg /g de poids sec animal /1h , à marée basse et 6,8 mg /g de poids sec animal /1h au cours de la marée haute (Fig. 117).

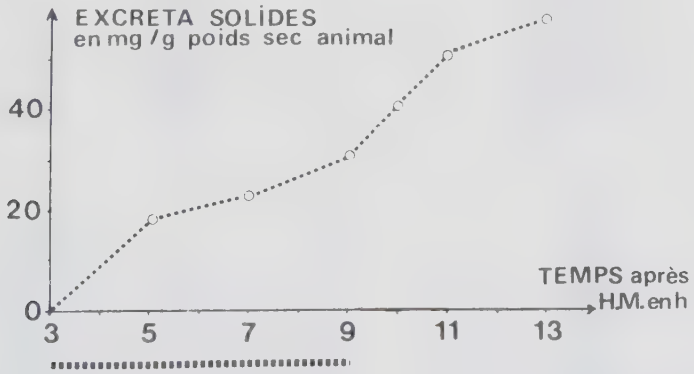


Fig. 117 - Excreta solides de *Littorina littoralis* (L.), adulte, en fonction du cycle de la marée.
(La bande hachurée représente la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 13 mai 1971).

C - EXCRETION AZOTEE ET DUREE D'EXONDATION.

A la suite de l'étude précédente montrant la relation très nette qui existe entre l'excrétion azotée et le cycle de la marée, il nous a paru intéressant de voir si la durée d'exondation des individus des diverses espèces de Littorines a une influence sur l'excrétion azotée.

Grâce à la technique de l'"excretory water"définie précédemment, il est possible de prolonger ou de diminuer expérimentalement la durée de l'exondation, en mettant les individus, soit dans un récipient contenant du papier filtre imbibé d'eau de mer filtrée et stérile, soit en les plongeant dans un flacon rempli de cette même eau de mer. En comparant les résultats obtenus avec ceux enregistrés normalement, il est alors possible d'en déduire le rôle et l'importance de la durée d'exondation sur l'excrétion azotée des Littorines.

1) Chez *Littorina littorea* (L.) adulte.

Si on prolonge expérimentalement la durée d'exondation de *Littorina littorea* adulte, de 2 heures, l'excrétion ne se modifie pas : elle reste du type émersion, avec rejet d'acide urique et d'urée (Fig. 118).

Fig. 118

Etudes expérimentales des variations de l'excrétion azotée de *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction de la durée de l'exondation.

A : durée d'exondation normale,
B : durée d'exondation rallongée,
C : durée d'exondation raccourcie.
(Immersion en grisé ; les bandes noires représentent la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 12/2/71, de coefficient 85).

Par contre, si on diminue la durée de l'exondation, dès le retour de l'eau, l'excrétion passe au type immersion, avec excrétion d'acide urique, d'un peu d'allantoïne, d'urée et d'ammoniaque.

Ainsi, *Littorina littorea*, adulte, présente un type d'excrétion qui varie en fonction de la marée, mais qui est lié, non au cycle de la marée elle-même, mais à l'absence ou à la présence de l'eau de mer. Tout se passe comme si le bigorneau comestible présentait une excrétion de type terrestre à marée basse et de type aquatique à marée haute.

De plus, l'importance des excreta solides rejetés par *Littorina littorea*, adulte, est en étroite relation avec la durée d'exondation des individus. La quantité d'excreta éliminée à marée basse est toujours moindre que celle rejetée au cours de l'immersion, et ceci même si on allonge ou si on raccourcit la durée d'exondation (Pl. XVI).

2) Chez *Littorina neritoides* (L.) adulte.

Quelle que soit la durée de l'exondation, il ne semble pas qu'elle ait une influence importante sur l'excrétion azotée de *Littorina neritoides* (Fig. 119). Cela permet encore là de considérer cette espèce comme sub-terrestre, plutôt que marine ou intertidale.

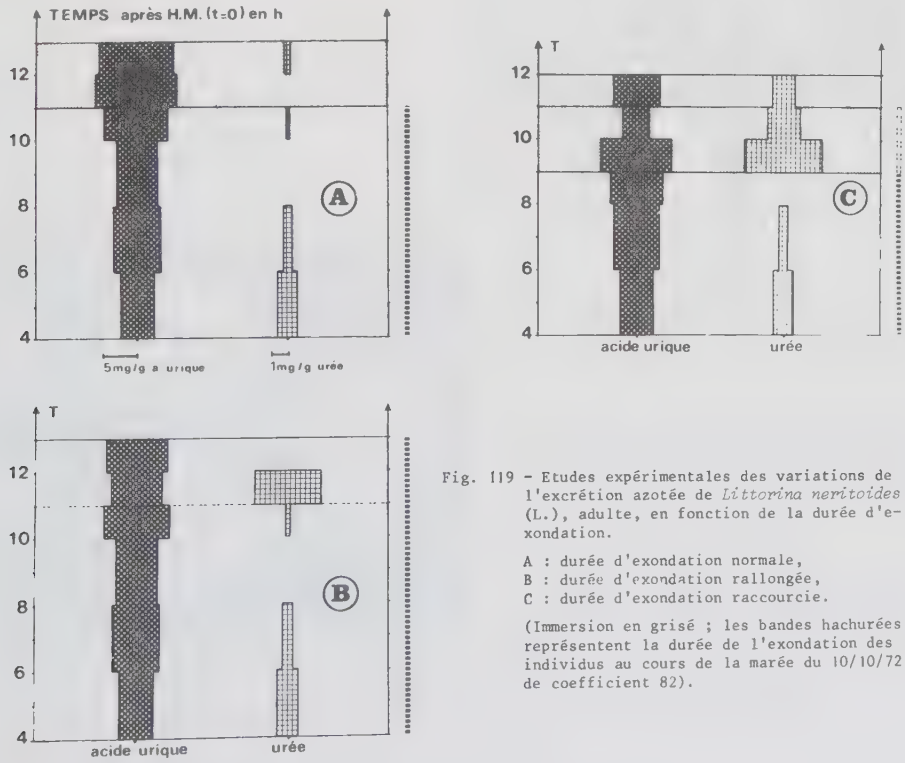


Fig. 119 - Etudes expérimentales des variations de l'excrétion azotée de *Littorina neritoides* (L.), adulte, en fonction de la durée d'exondation.

A : durée d'exondation normale,
B : durée d'exondation rallongée,
C : durée d'exondation raccourcie.

(Immersion en grisé ; les bandes hachurées représentent la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 10/10/72, de coefficient 82).

3) Chez *Littorina saxatilis* (Olivi) adulte.

Une prolongation de la durée d'exondation de 2 heures, n'entraîne aucune modification importante de l'excrétion azotée qui reste de type terrestre, avec élimination d'acide urique, d'un peu d'allantoïne et d'urée.

Par contre, l'immersion anticipée des individus dans l'eau de mer, provoque le rejet, à la fois d'acide urique et d'ammoniaque ; ce dernier catabolite étant caractéristique d'une excrétion de type aquatique (Fig. 120).

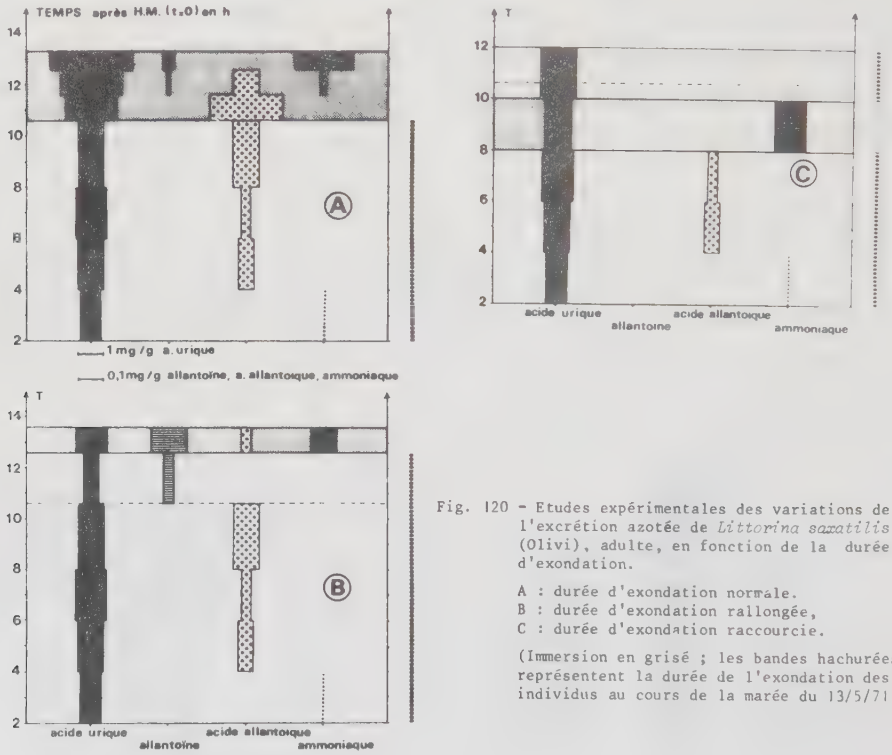


Fig. 120 - Etudes expérimentales des variations de l'excrétion azotée de *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte, en fonction de la durée d'exondation.

A : durée d'exondation normale.
B : durée d'exondation rallongée,
C : durée d'exondation raccourcie.

(Immersion en grisé ; les bandes hachurées représentent la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 13/5/71.

4) Chez *Littorina littoralis* (L.) adulte.

Si l'on augmente la durée de l'exondation de *Littorina littoralis*, adulte, cela n'entraîne que peu de modifications, si ce n'est l'absence d'excrétion d'ammoniaque (Fig. 121).

Cependant, si l'on diminue cette durée, il y a toujours élimination d'acide urique, mais non d'ammoniaque. Ainsi, chez *Littorina littoralis* adulte, l'excrétion azotée dépend, certes, de la durée d'exondation, mais beaucoup moins

Photo 1 : Cycle de marée normal.

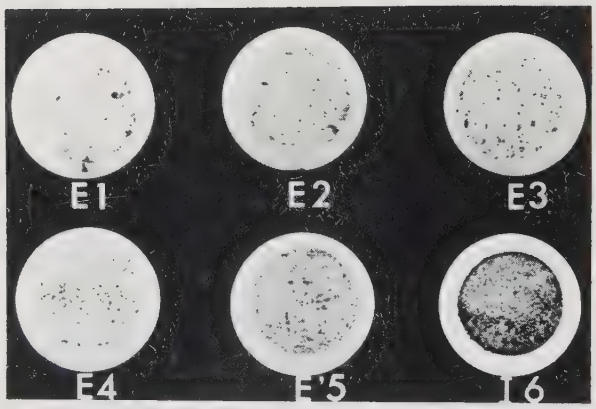


Photo 2 : Etude expérimentale avec durée d'exondation rallongée.

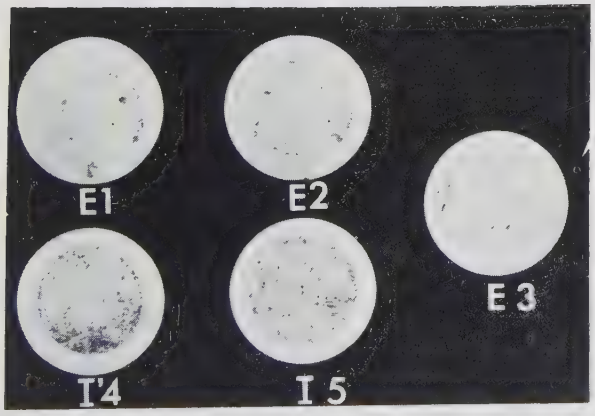


Photo 3 :

Etude expérimentale avec durée d'exondation raccourcie.

Importance des excreta solides rejetés par *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction des diverses phases du cycle de la marée.
(E : émersion ; I : immersion ; 1 : H.M. + 3h à H.M. + 5h ; 2 : H.M. + 5h à H.M. + 7h ; 3 : H.M. + 7h à H.M. + 9h ; 4 : H.M. + 9h à H.M. + 10h15; 5 : H.M. + 10h15 à H.M. + 11h15 ; 6 : H.M. + 11h15 à H.M. + 12h15).

que chez *Littorina littorea*. Ceci est probablement dû à ce que l'habitat de cette espèce possède, à marée basse, sauf rares exceptions, des conditions hygrométriques favorables à la survie des divers individus.

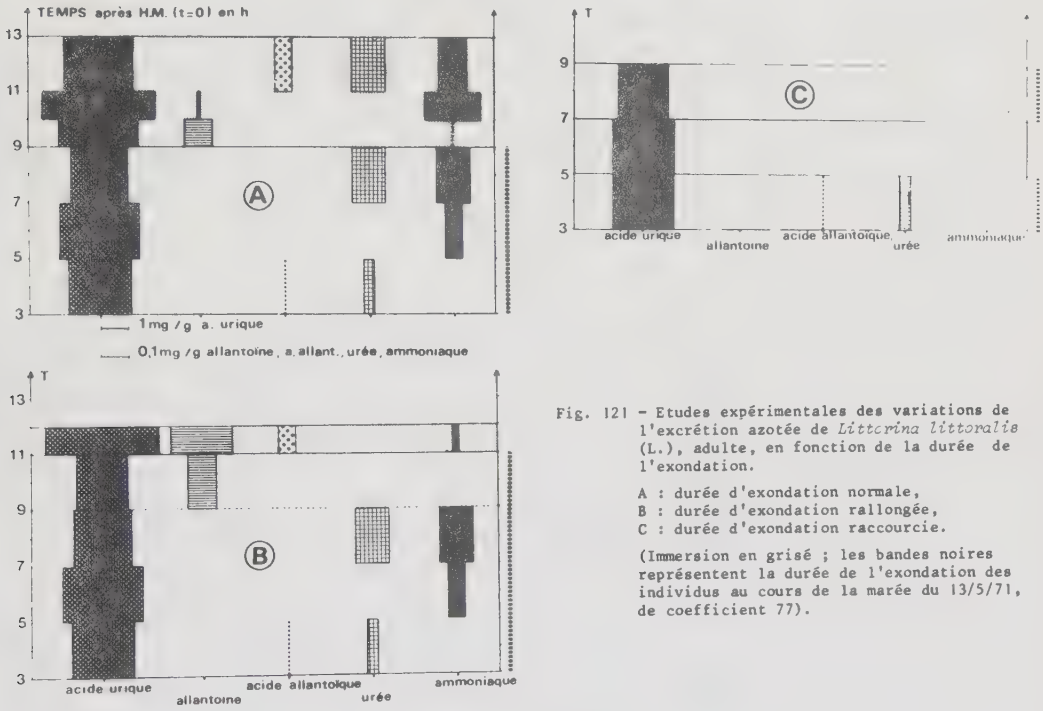


Fig. 121 - Etudes expérimentales des variations de l'excrétion azotée de *Littorina littoralis* (L.), adulte, en fonction de la durée de l'exondation.

A : durée d'exondation normale,
B : durée d'exondation rallongée,
C : durée d'exondation raccourcie.

(Immersion en grisé ; les bandes noires représentent la durée de l'exondation des individus au cours de la marée du 13/5/71, de coefficient 77).

D - EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU ET CYCLE SAISONNIER.

Pour réaliser cette série d'expériences, tous les deux mois et durant une année et demie, des individus des différentes espèces de Littorines, de même taille (donc sensiblement de même âge), sont prélevés dans leur biotope naturel, en mode semi-battu, à marée basse et toujours à la même heure par rapport à celle de la haute-mer. Ils sont pesés, fixés et analysés dans les conditions définies antérieurement.

Nous sommes conscient que malgré toutes ces précautions, il est impossible de travailler, tous les deux mois, exactement dans les mêmes conditions puisque les facteurs hydrologiques (coefficient de marée, temps d'exondation), climatiques et biologiques (état de maturité sexuelle des individus, structure des

populations)varient d'un jour à l'autre. Cependant, malgré ces réserves, cette étude permet de savoir s'il existe un cycle saisonnier de l'excrétion azotée et de la teneur en eau.

1) Résultats obtenus chez *Littorina littorea* (L.) adulte.

Les individus étudiés sont âgés de 2 ans environ et ont tous une hauteur de coquille (h) comprise entre 14 millimètres et 16 millimètres, cette mesure étant effectuée sur place, à Penvins, grâce à un pied à coulisse au 1/20ème de millimètre. Leur capture a toujours lieu 6 heures après la haute-mer, parmi le *Fucus spiralis* .

a -Teneur en eau.

Elle varie, selon le mois considéré, entre 64 et 76 %, et en relation avec les conditions hygrométriques du milieu. Ainsi, elle est plus importante en automne et en hiver qu'aux autres saisons (Fig. 122).

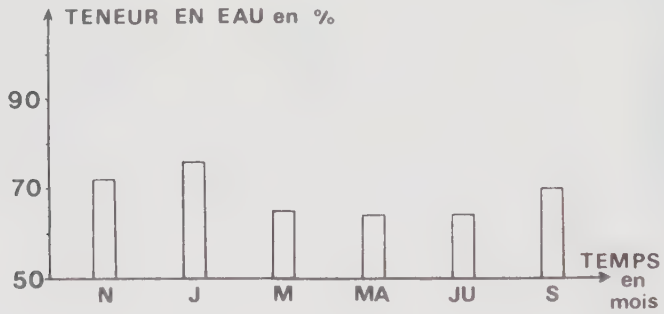


Fig. 122 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction des mois de l'année.
(à basse mer ; H.M. + 6 h. ; novembre 1972-septembre 1973).

b - Enzymes de l'uricolyse.

Tout au long de l'année, la chaîne de l'uricolyse est incomplète au cours de l'exondation des individus, l'allantoïnase étant toujours absente. L'uricase (Fig. 123, A) est très active, et possède un cycle avec un maximum au printemps et un minimum en automne. L'allantoïnase (Fig. 123,B) présente toujours un taux d'activité enzymatique très faible, et montre également un cycle annuel avec un maximum en mai. Enfin, l'uréase (Fig. 123,C) est très active, puisqu'elle est capable de dégrader jusqu'à 192 micro-moles d'urée en 3 heures pour 1 gramme de

poids sec animal, et possède, comme les deux précédentes enzymes, un cycle saisonnier avec une activité maximale au printemps et en été (mai à août) et un minimum en hiver (février-mars).

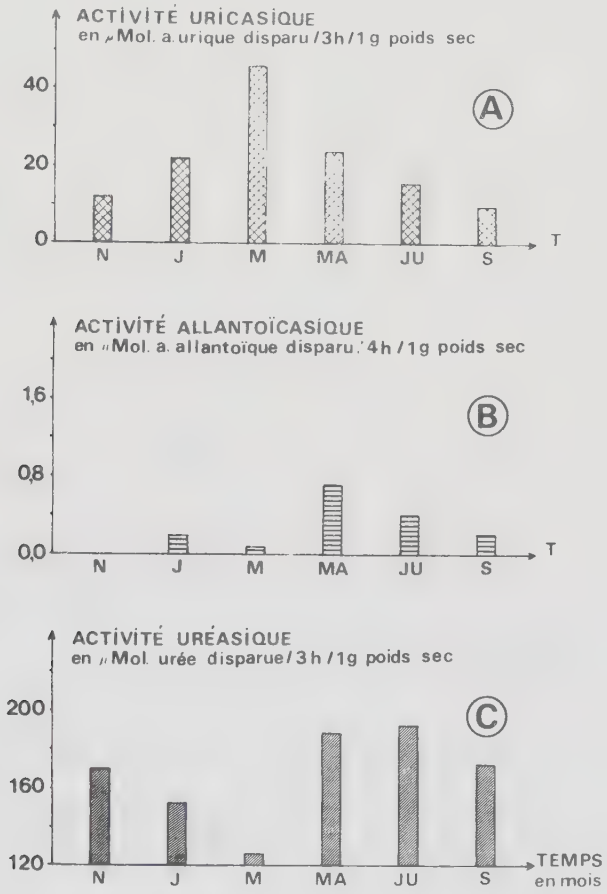


Fig. 123 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina littorea* (L.) adulte, en fonction des mois de l'année.
(à basse mer ; H.M. + 6 h. ; novembre 1972-septembre 1973).

c - Catabolites azotés présents dans l'animal.

Tous les catabolites azotés de la chaîne de l'uricolyse sont mis en évidence, à marée basse, chez *Littorina littorea* (L.) adulte, mais acide urique et acide allantoïque sont toujours présents, tandis que l'allantoïne, l'urée et l'ammoniaque ne sont décelables qu'à certains mois de l'année (Fig. 124, 125) .

Le catabolite le plus important, l'acide urique, est surtout abondant au mois de septembre où il peut atteindre une teneur de 18 milligrammes par gramme de poids sec animal.

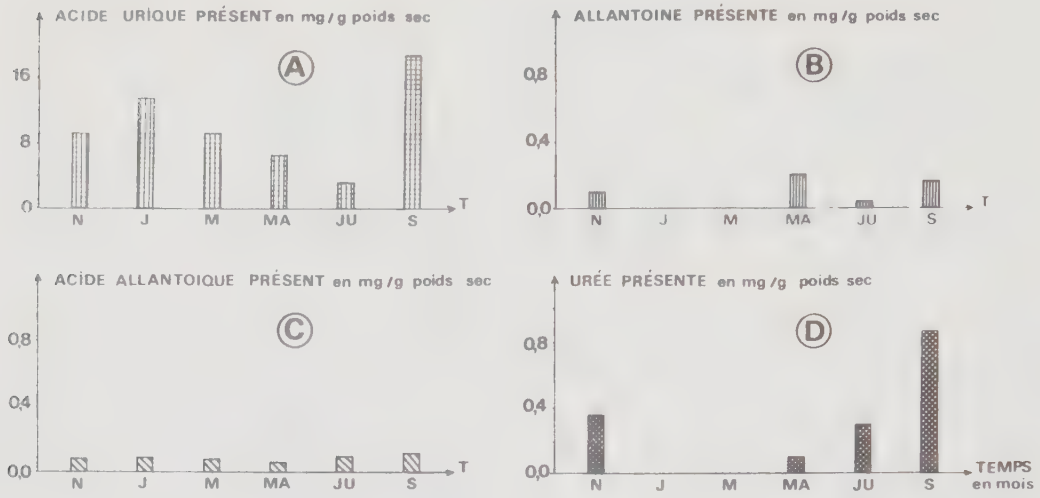


Fig. 124 - Variations des catabolites azotés présents chez *Littorina littorea* (L.) adulte, en fonction des mois de l'année.
(à basse mer ; H.M. + 6 h.; novembre 1972-septembre 1973).

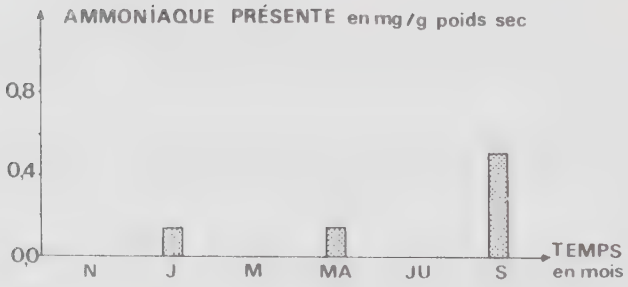


Fig. 125 - Variations de l'ammoniaque présente chez *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction des mois de l'année.
(à basse mer ; H.M. + 6 h. ; novembre 1972-septembre 1973).

d - Azote total.

Il oscille tout au long de l'année entre 7,22 % et 8,92 % de poids sec animal (Tabl. 82). La teneur la plus faible est enregistrée en été. Si l'on considère le catabolite azoté prédominant, l'acide urique, on note qu'il représente de 2 à 8 % de l'azote total présent dans l'animal, au temps "t" (H.M. + 6 heures), à marée basse. Rappelons que *Littorina littorea* se nourrit de débris algaux correspondant aux espèces *Fucus spiralis* et *Enteromorpha* sp., chez lesquelles la teneur en azote total a été déterminée (*Fucus spiralis* : 2,71 % ; *Enteromorpha* : 4,20 à 4,70 %)(CITHAREL, 1971).

Mois	N total en % de poids sec animal	N urique en % de poids sec animal	N urique / N total %
Novembre 1972	8,62	0,31	4
Janvier 1973	8,73	0,45	5
Mars	8,24	0,30	4
Mai	8,92	0,21	2
Juillet	7,22	0,11	2
Septembre	7,80	0,60	8

Tabl. 82 : Variations de l'azote total et l'azote urique chez *Littorina littorea* (L.) adulte, en fonction des mois de l'année.
(à basse mer ; H.M. + 6 h. ; novembre 1972-septembre 1973).

2) Résultats obtenus chez *Littorina neritoides* (L.) adulte.

Les recherches sont conduites sur des individus adultes âgés de plus de 6 mois, et dont la hauteur (h) de la coquille est égale au moins à 2,50 millimètres. Les animaux sont capturés à marée basse, 6 heures après la haute mer.

a - Teneur en eau.

Elle oscille entre 70 et 83 % selon les divers mois de l'année avec un maximum en automne et en hiver (Fig. 126).

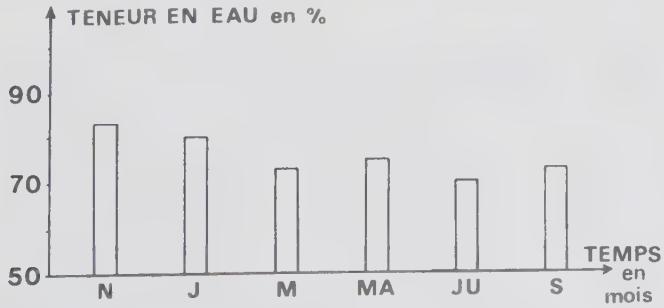


Fig. 126 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina neritoides* (L.), adulte, en fonction des mois de l'année.
(à marée basse ; H.M. + 6 h.; novembre 1972-septembre 1973)

b - Enzymes de l'uricolyse.

Quel que soit le mois de l'année considéré, la chaîne de l'uricolyse est incomplète chez *Littorina neritoides* adulte, l'allantoïnase étant toujours absente. Chacune des autres enzymes présente un cycle annuel très net avec un maximum d'activité surtout au printemps (Fig. 127).

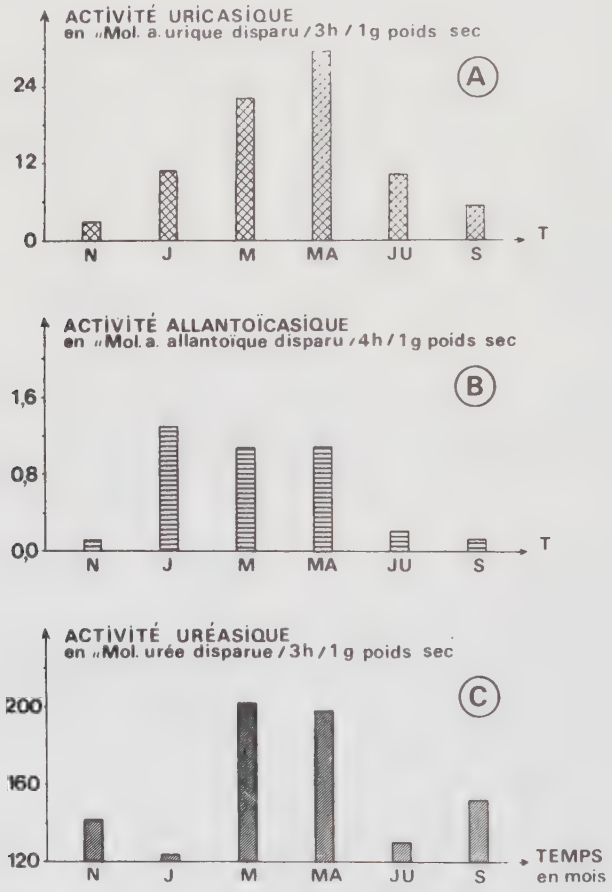


Fig. 127 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina neritoides* (L.), adulte, en fonction des mois de l'année.
(à marée basse ; H.M. + 6 h. ; novembre 1972-septembre 1973).

c - Catabolites azotés présents dans l'animal.

L'acide urique est mis en évidence toute l'année chez *Littorina neritoides* adulte, de façon importante (de 10,8 à 22,0 mg/g de poids sec animal) et avec un taux maximum en automne (Tabl. 83). Quant aux autres catabolites azotés étudiés, urée et ammoniaque, ils ne montrent pas de véritable cycle annuel et sont peu importants.

Mois	ACIDE URIQUE en mg/g poids sec	UREE en mg/g poids sec	AMMONIAQUE en mg/g poids sec
Novembre 1972	22,0	0,50	0
Janvier 1973	18,74	0,10	0,22
Mars	10,80	0	0,18
Mai	16,82	0,04	0
Juillet	11,20	0	0
Septembre	20,00	0,20	0,72

Tabl. 83 : Variations des catabolites azotés de l'uricolyse présents chez *Littorina neritoides* (L.), adulte, en fonction des mois de l'année. (à basse mer ; H.M. + 6 h ; novembre 1972 à septembre 1973).

d - Azote total.

Son taux est élevé puisqu'il oscille entre 9,33 et 13,00 % du poids sec animal (Tabl. 84), phénomène normal car chez les Gastéropodes Prosobranches, les glucides sont très rares et les lipides en quantité faible (3 à 12 %)(GIESE, 1966) . L'azote urique représente entre 3 et 6 % de l'azote total présent dans l'animal . *Littorina neritoides* se nourrit essentiellement de Lichens (*Lichina confinis* Agardh et *Lichina pygmaea* Lightf) dont la teneur en azote total est élevée (7,2 à 8,4 %)(MASSE, 1966).

Mois	N total en % du poids sec animal	N urique en % du poids sec animal	N urique / N total %
Novembre 1972	12,13	0,73	6
Janvier 1973	10,65	0,63	6
Mars	13,00	0,36	3
Mai	9,33	0,56	6
Juillet	12,08	0,38	3
Septembre	11,40	0,68	6

Tabl. 84 : Variations de l'azote total et l'azote urique chez *Littorina neritoides* (L.) adulte, en fonction des mois de l'année. (à basse mer ; H.M. + 6 h ; novembre 1972 à septembre 1973).

3) Résultats obtenus chez *Littorina saxatilis* (Olivi) adulte.

Nos recherches se rapportent à des individus adultes âgés de 2 ans environ et ayant par conséquent une hauteur (h) de coquille comprise entre 12 millimètres et 14 millimètres, récoltés au cours de leur exondation , au temps "t" (H.M. + 6heures).

a - Teneur en eau.

Elle varie entre 66 et 75 % selon les mois de l'année (Fig. 128), avec cependant un taux plus faible au printemps.

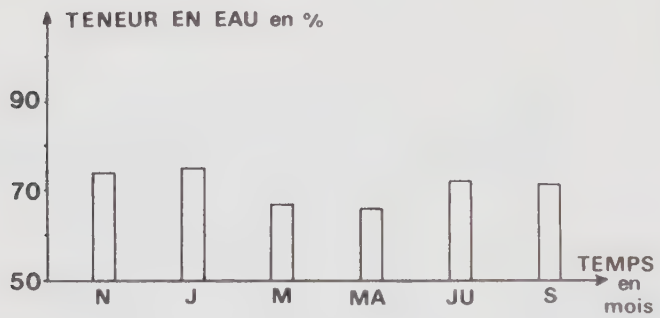


Fig. 128 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte, en fonction des mois de l'année.
(à basse mer ; H.M. + 6 h.; novembre 1972-septembre 1973).

b - Enzymes de l'uricolyse.

Pendant toute l'année, au cours de l'exondation, les individus de *Littorina saxatilis* possèdent une chaîne enzymatique de l'uricolyse incomplète, l'allantoïnase étant toujours absente (Fig. 129) . L'uricase est très active avec un maximum au printemps. L'uréase montre un taux d'activité bien plus faible que chez les espèces étudiées précèdemment et possède un cycle annuel avec un maximum

d'activité au mois de mars. Enfin, l'allantoïcase n'a pu être mise en évidence que certains mois, ce phénomène étant probablement en relation avec les conditions hygrothermiques du milieu.

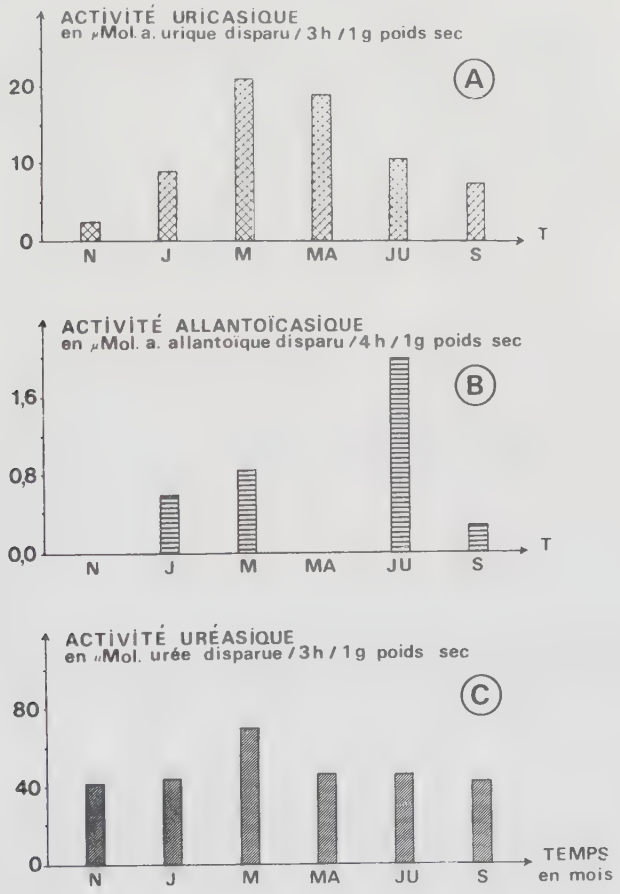


Fig. 129 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte, en fonction des mois de l'année.
(à marée basse ; H.M. + 6 h.; novembre 1972- septembre 1973).

c - Catabolites azotés présents dans l'animal.

L'acide urique existe chez *Littorina saxatilis* quel que soit le mois de l'année considéré et varie entre 2,8 milligrammes (juillet) et 22,0 milligrammes (septembre) par gramme de poids sec (Tabl. 85) . Il présente deux teneurs

maximales au printemps et en automne. Quant aux autres catabolites étudiés, seuls acide allantoïque, urée et ammoniaque sont, ou absents ou présents, et en quantité très faible.

Mois	ACIDE URIQUE en mg/g poids sec	ACIDE ALLANTOIQUE en mg/g poids sec	UREE en mg/g poids sec	AMMONIAQUE en mg/g poids sec
Novembre 1972	13,23	0,08	0,80	0
Janvier 1973	10,30	0,14	0	0,08
Mars	13,34	0,05	0	0,24
Mai	14,42	0,07	0,04	0
Juillet	2,80	0,09	0	0,80
Septembre	22,00	0,04	0,08	0

Tabl. 85 : Variations des catabolites azotés de l'uricolyse présents chez *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte, en fonction des mois de l'année.
(à basse-mer ; H.M. + 6 h. ; novembre 1972 - septembre 1973)

d - Azote total.

Le taux d'azote total varie entre 7,65 et 9,18 % du poids sec animal (Tabl. 86), l'azote urique représentant de 1 à 8 % de l'azote total présent dans l'animal . *Littorina saxatilis* se nourrit surtout de Diatomées et de *Pelvetia canaliculata*, cette dernière algue contenant peu d'azote total (1,96 %) (CITHAREL,1971)

Mois	N total en % de poids sec animal	N urique en % de poids sec animal	N urique / N total %
Novembre 1972	8,92	0,28	3
Janvier 1973	9,18	0,35	4
Mars	8,63	0,26	3
Mai	7,96	0,47	6
Juillet	7,65	0,10	1
Septembre	8,78	0,72	8

Tabl. 86 : Variations de l'azote total et l'azote urique chez *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte, en fonction des mois de l'année.
(à basse mer ; H.M. + 6 h. ; novembre 1972 - septembre 1973).

4) Résultats obtenus chez *Littorina littoralis* (L.) adulte.

Les individus étudiés ont environ 3 ans, soit une hauteur (h) de coquille comprise entre 14 millimètres et 16 millimètres.

a - Teneur en eau.

La teneur en eau des tissus de *Littorina littoralis* varie peu selon les mois de l'année . Elle oscille entre 69 % et 76 % (Fig. 130). Ceci peut s'expliquer par le fait que les individus au cours de leur exondation vivent toujours dans un milieu où le taux d'hygrométrie reste élevé.

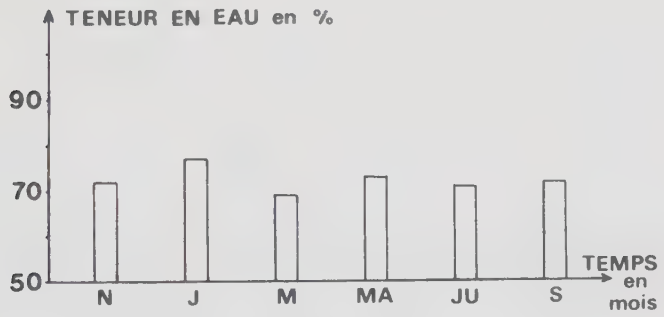


Fig. 130 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina littoralis* (L.), adulte, en fonction des mois de l'année. (à marée basse ; H.M. + 6 h.; novembre 1972-septembre 1973).

b - Enzymes de l'uricolyse.

Seules, l'uricase, l'allantoïnase et l'uréase ont pu être mises en évidence au cours de l'exondation des individus de *Littorina littoralis* (Fig.131). Uricase et uréase montrent un cycle annuel très net avec une activité enzymatique

maximale au printemps. Par contre, l'allantoïcase n'a pu être décelée qu'au cours de certains mois de l'année.

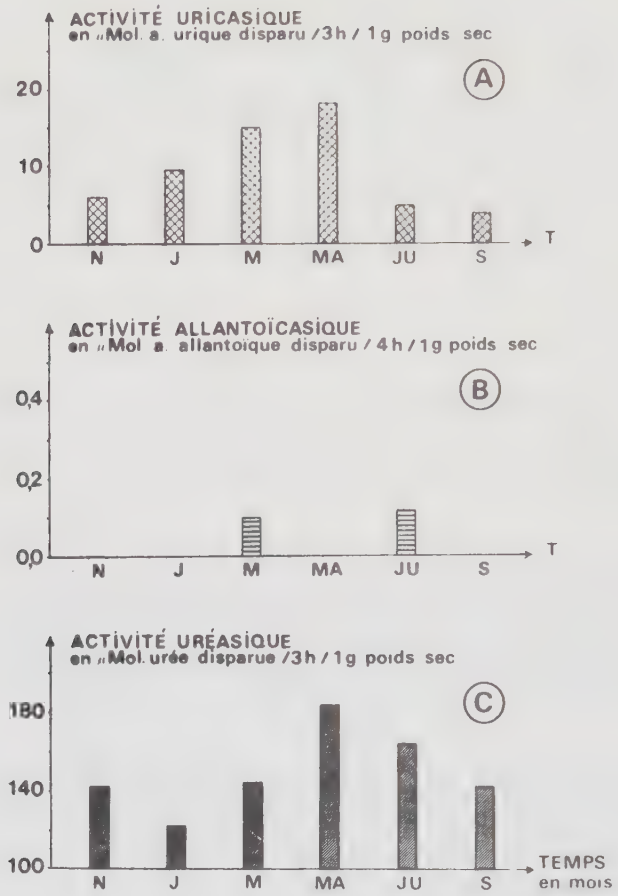


Fig. 131 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina littoralis* (L.), adulte, en fonction des mois de l'année.
(à marée basse ; H.M. + 6 h.; novembre 1972-septembre 1973).

c - Catabolites azotés présents dans l'animal.

Parmi les différents catabolites azotés étudiés, seuls l'acide urique, l'acide allantoïque, l'urée et l'ammoniaque ont pu être mis en évidence (Tabl.87).

L'acide urique est le catabolite azoté prédominant et varie entre 7,2 milligrammes et 15,3 milligrammes par gramme de poids sec animal.

Mois	ACIDE URIQUE en mg/g poids sec	ACIDE ALLANTOIQUE en mg/g poids sec	UREE en mg/g poids sec	AMMONIAQUE en mg/g poids sec
Novembre 1972	9,80	0,06	0,80	0
Janvier 1973	7,20	0,13	1,60	0,01
Mars	12,42	0,09	0	0,09
Mai	10,10	0,11	1,00	0
Juillet	11,43	0,14	0	0
Septembre	15,30	0,14	1,20	0,04

Tabl. 87 : Variations des catabolites azotés de l'uricolyse présents chez *Littorina littoralis* (L.), adulte, en fonction des mois de l'année.
(à basse mer ; H.M. + 6 h. ; novembre 1972 - septembre 1973).

d - Azote total.

Son taux varie entre 8,43 et 9,12 % du poids sec animal (Tabl. 88), l'azote urique représentant de 3 à 6 % de l'azote total présent dans l'animal. Notons que *Littorina littoralis* se nourrit d'algues ayant, selon CITHAREL (1971), une teneur en azote total assez élevée (*Fucus vesiculosus* : 3,12 % ; *Ascophyllum nodosum* : 2,03 %).

Mois	N total en % de poids sec animal	N urique en % de poids sec animal	N urique % / N total
Novembre 1972	9,07	0,32	4
Janvier 1973	8,62	0,23	3
Mars	9,12	0,41	4
Mai	8,47	0,35	4
Juillet	8,71	0,38	4
Septembre	8,43	0,50	6

Tabl. 88 : Variations de l'azote total et l'azote urique chez *Littorina littoralis* (L.) adulte, en fonction des mois de l'année.
(à basse mer ; H.M. + 6 h. ; novembre 1972 - septembre 1973)

E - AUTRES FACTEURS ECOLOGIQUES POUVANT INFLUER SUR L'EXCRETION AZOTEE DES LITTORINES.

Nombreux sont les facteurs écologiques qui peuvent avoir une action directe ou indirecte sur l'excrétion azotée des Littorines. Parmi eux, trois semblent avoir un rôle important : *la nature de l'habitat, le photopériodisme et la thermo-hygrométrie*.

1) La nature de l'habitat.

A marée basse, les individus de *Littorina littorea* se réfugient soit sous les galets et les blocs, soit sur les rochers parmi le *Fucus spiralis*, soit dans des cuvettes contenant un peu d'eau de mer. Afin de voir si la nature de l'habitat influe sur l'excrétion azotée des bigorneaux, une étude comparative a été entreprise entre les individus qui restent sur le rocher parmi les Algues et ceux qui demeurent dans les cuvettes.

De cette série d'expériences, on note que quel que soit l'habitat considéré, à marée basse, globalement le type d'excrétion est le même et la chaîne de l'uricolyse est incomplète. Cependant, les sujets qui se trouvent dans les cuvettes remplies d'eau de mer présentent des activités enzymatiques qui sont plus importantes que ceux qui sont à sec sur le rocher parmi le *Fucus spiralis* (Fig.132).

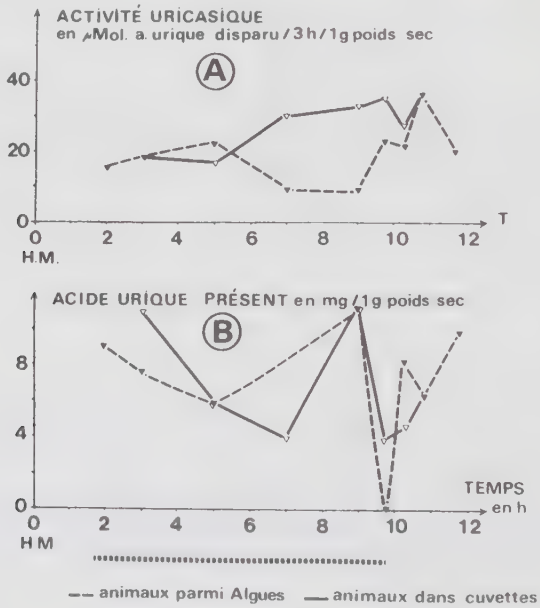


Fig. 132 - Variations de l'activité uricasique et de la teneur en acide urique chez *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction de la nature de l'habitat. (H.M. : haute mer ; la bande hachurée correspond à la durée d'exondation des individus vivant sur le rocher parmi le *Fucus spiralis*).

Il n'y a pas cette chute rapide du taux d'activité des enzymes et, en particulier de l'uricase, liée surtout à la dessication des individus. Cependant, quand le milieu (cuvette remplie d'eau de mer) devient défavorable, les activités enzymatiques diminuent alors rapidement. Ce phénomène est à mettre, peut-être, en parallèle avec l'activité des bigorneaux ; ceux qui sont dans les cuvettes d'eau de mer, à marée basse, restent actifs plus longtemps que ceux qui se trouvent sur le rocher, parmi les Algues. L'apparition d'un état de quiescence est plus rapide dans un cas que dans l'autre.

2) Le photopériodisme.

Jusqu'à présent, il n'existe pratiquement pas de données relatives à la physiologie des Prosobranches, et en particulier des Littorines, au cours de leur phase nocturne. Pour cette raison, nous avons effectué une marée de nuit (20 au 21 septembre 1971 , de coefficient 88), choisie volontairement pendant la nouvelle lune, afin d'éliminer un nouveau facteur, l'éclairement lunaire. Etant donné les difficultés que représente une telle entreprise, nous n'avons pu réaliser cette expérience qu'une seule fois et pour une seule espèce, *Littorina littorea*, à l'état adulte (h > 10 mm).

a - Teneur en eau.

Elle est plus importante que celle observée durant la phase diurne. Elle oscille très sensiblement entre 68 et 71 % (Fig. 133). Ainsi, la déshydratation subie par *Littorina littorea* adulte pendant la nuit est très faible, ce qui est probablement dû à un taux d'hygrométrie très élevé, voire à saturation .

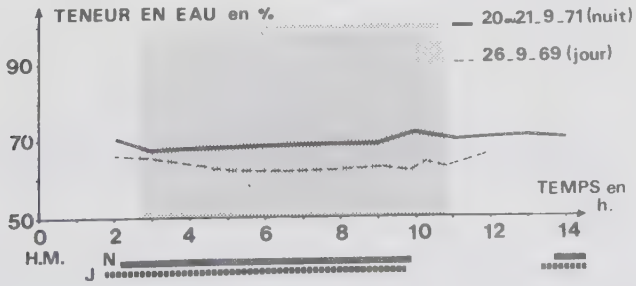


Fig. 133 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction du photopériodisme.
(H.M. : haute mer ; la durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée diurne du 26/9/69 et par (N) pour la marée nocturne du 20-21 /9/71 ; le grisé représente la phase nocturne).

b - Enzymes et catabolites azotés de l'uricolyse.

Aussi bien le jour que la nuit, l'excrétion azotée chez *Littorina littorea* (L.) adulte reste du même type et, en particulier :

- *Toutes les enzymes de l'uricolyse existent, mais ne sont toutes fonctionnelles qu'au cours de l'immersion des individus ; l'uricase et l'uréase sont très actives tandis que l'allantoïnase et l'allantoïcase ont des niveaux d'activité très faibles.*

- *Quelle que soit l'enzyme considérée, son taux d'activité est toujours plus élevé la nuit que le jour* (Fig. 134), ce qui semble être en relation avec l'hygrométrie plus importante la nuit que le jour.

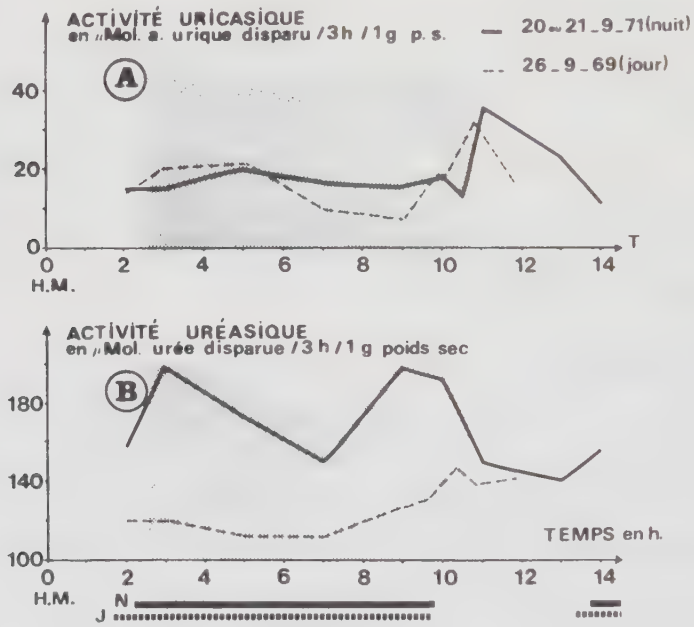


Fig. 134 - Variations de l'uricase et de l'uréase chez *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction du photopériodisme.
(H.M. : haute mer ; la durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée diurne du 26/9/69 et par (N) pour la marée nocturne du 20-21/9/71 ; le grisé représente la phase nocturne).

Les catabolites azotés formant les divers maillons de la chaîne de l'uricolyse sont tous présents, et ne montrent pas des variations aussi importantes

que celles observées le jour. Le plus abondant d'entre eux est l'acide urique (Fig. 135).

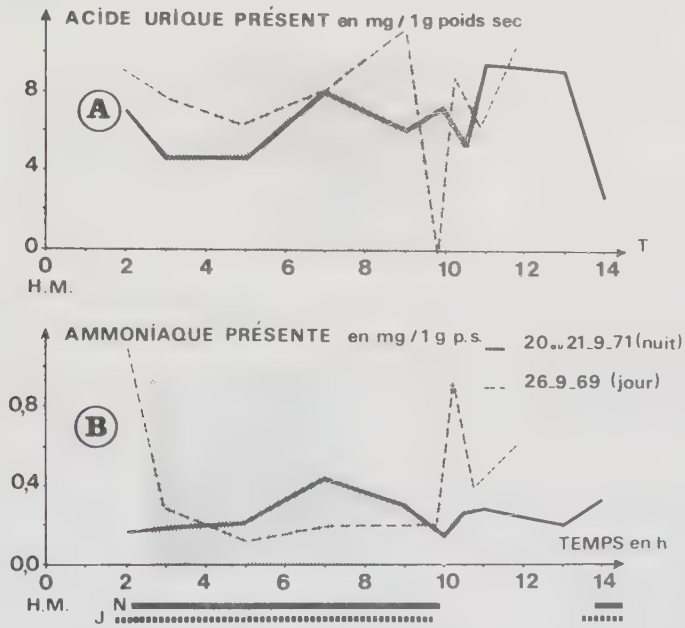


Fig. 135 - Variations de l'acide urique et de l'ammoniaque présents chez *Littorina littorea* (L.), adulte, en fonction du photopériodisme.
(H.M. : haute mer ; la durée de l'exondation des individus est représentée par (J) pour la marée diurne du 26/9/69 et par (N) pour la marée nocturne du 20-21 /9/71 ; le grisé représente la phase nocturne).

Ainsi, tout se passe comme si, au cours de la nuit, *les bigorneaux présentaient le même type d'excrétion azotée que durant le jour, mais avec des activités enzymatiques plus importantes et des variations plus faibles, phénomène dû probablement aux conditions du milieu plus favorables pendant la phase nocturne.*

3) La thermo-hygrométrie.

Nous avons noté qu'il semble exister une relation entre l'excrétion azotée, la teneur en eau des tissus et les conditions thermo-hygrométriques. Tant que, l'hygrométrie du milieu est importante et la température favorable, les individus restent actifs à marée basse, leur teneur en eau reste élevée et les activités enzymatiques sont plus importantes.

Dès que les conditions du milieu deviennent défavorables, les bigorneaux se rétractent, ferment leur opercule et entrent dans un état de quiescence qui se traduit par un ralentissement, voire un arrêt des activités enzymatiques et une diminution de la teneur en eau des tissus.

CONCLUSION.

Les diverses espèces de Littorines subissent, au cours de leur exondation une déshydratation plus ou moins importante qui ne dépend pas uniquement du niveau cotidal qu'elles occupent, mais également de la nature de leur habitat. Ainsi, *Littorina neritoides*, bien qu'espèce supra-littorale est soumise à une dessication beaucoup moins importante que *Littorina saxatilis* et *Littorina littorea* inféodés à des niveaux plus inférieurs (Tabl. 89). Ce phénomène peut s'expliquer par le fait, que *Littorina neritoides* vit comme nous l'avons déjà montré, dans un micro-climat où l'hygrométrie est élevée, et présente certaines adaptations à la vie terrestre telles la transformation du plafond de la cavité palléale en "poumon" et la coquille imperméable, caractères qui lui permettent d'éviter des pertes d'eau trop importantes. Quant à *Littorina littoralis*, espèce vivant, en mode semi-battu, à un niveau beaucoup plus bas, elle ne subit à marée basse, qu'une faible dessication, car elle se réfugie sous les algues quand les conditions thermo-hygrométriques deviennent défavorables.

Espèces	Perte d'eau en % du poids initial	% d'eau perdue par heure d'exondation
Littorina neritoides	4 - 6	0,39 - 0,58
Littorina saxatilis	5 - 8	0,57 - 0,91
Littorina littorea	4 - 10	0,55 - 1,38
Littorina littoralis	2 - 4	0,38 - 0,76

Tabl. 89 : Pertes d'eau au cours de l'exondation chez les Littorines.

Ainsi, parmi les 4 espèces de *Littorinidae* étudiées, *Littorina neritoides* et *Littorina littoralis* se distinguent facilement des autres, par la faible déshydratation qu'elles subissent au cours de leur exondation, l'une

pouvant être considérée comme espèce sub-terrestre et l'autre comme espèce franchement marine. *Littorina saxatilis* et *Littorina littorea* correspondent bien à des organismes amphibiotiques supportant, à marée basse, les variations hydriques les plus importantes.

Enfin, la teneur en eau des tissus des Littorines varie, à marée basse, en fonction du cycle de la marée, de la saison (maximum en automne et en hiver) et des conditions thermo-hygrométriques.

A la suite des recherches entreprises sur les enzymes de la chaîne de l'uricolyse , il est possible d'affirmer que :

-- Toutes les enzymes de l'uricolyse existent chez *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* adultes ; l'uricase et l'uréase sont très actives, tandis que l'allantoïnase et l'allantoïcase ont des niveaux d'activité très faibles. Par contre, chez *Littorina neritoides*, la chaîne enzymatique uricolytique est est incomplète, l'allantoïnase étant absente.

-- Ces enzymes, plus ou moins actives à marée haute, le deviennent moins ou même s'inactivent durant l'exondation, et ne redeviennent très actives et fonctionnelles qu'au moment où l'eau de mer atteint de nouveau les individus, au cours de la marée montante.

-- Les diverses enzymes de l'uricolyse présentent toutes un cycle annuel, avec un maximum d'activité au printemps.

En ce qui concerne les catabolites azotés de l'uricolyse présents chez les individus des différentes espèces, nous pouvons dégager les faits suivants :

-- Tous les catabolites azotés formant les divers maillons de la chaîne de l'uricolyse existent chez *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* adultes, le plus important étant l'acide urique ; par contre, chez *Littorina neritoides*, seuls l'acide urique, l'urée et l'ammoniaque ont pu être mis en évidence.

-- Pour la plupart d'entre eux, il semble qu'il y ait dégradation ou rejet, surtout au début et à la fin de la période d'exondation.

-- Enfin, la quantité d'acide urique présent chez les individus des différentes espèces, et surtout au cours de l'exondation, semble être en relation avec le niveau cotidal . Plus l'espèce occupe un niveau hypsométrique élevé, plus elle renferme d'acide urique, ce qui est en accord avec l'hypothèse de NEEDHAM (1935).

L'excrétion azotée des Littorines varie qualitativement et quantitativement en fonction du cycle de la marée (Tabl. 90) ; ainsi :

-- Au cours de l'exondation, quelle que soit l'espèce considérée, il y a rejet surtout d'acide urique et d'un peu d'urée ; cependant, chez *Littorina littoralis*, un peu d'ammoniaque est éliminée en plus.

-- Au cours de leur immersion, les individus excrètent tous beaucoup plus d'acide urique, de l'urée et pour les espèces médio-littorales (*Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis*),un peu d'allantoïne, d'acide allantoïque et d'ammoniaque .

-- *Littorina littoralis*, bien qu'espèce presque franchement marine, excrète beaucoup plus d'acide urique que *Littorina saxatilis* et *Littorina littorea*, ce qui est ici en opposition avec l'hypothèse de NEEDHAM.

-- L'acide urique excrété, tant en immersion qu'en émersion, l'est toujours en quantité importante dépassant ce qui est susceptible d'être produit par le seul catabolisme nucléique, on peut considérer qu'il a très probablement, *pro-parte*, une origine protidique.

-- L'origine de l'urée éliminée à marée basse n'est pas définie ; elle doit vraisemblablement être protidique ou exogène.

-- L'excrétion d'allantoïne, d'acide allantoïque et d'ammoniaque uniquement à marée haute, peut s'expliquer par le fait que les enzymes de l'uricolyse deviennent moins actives ou même s'inactivent durant la période d'exondation et ne redeviennent fonctionnelles qu'au moment où l'eau de mer atteint de nouveau les individus.

Les diverses espèces de Littorines médio-littorales, adultes, montrent un type d'excrétion qui varie avant tout en fonction de la marée, mais qui est lié, non au cycle de la marée elle-même, mais à l'absence ou à la présence de l'eau de mer. Tout se passe comme si les individus présentaient une excrétion de type terrestre à marée basse et de type aquatique à marée haute.

La mise en fonctionnement de façon automatique, sitôt les bigorneaux recouverts d'eau de mer, d'un groupe d'enzymes exclusivement responsables de ce type d'excrétion, obéit très certainement à "un signal primaire" (l'eau de mer) qui serait intégré au niveau de l'organisme et pourrait déclancher une séquence de "signaux biologiques".

Littorina neritoides, pratiquement affranchi du milieu marin, ne montre que le type d'excrétion terrestre que présentent les autres espèces de Littorines lors de leur exondation. Cela permet encore là de considérer cette espèce comme sub-terrestre, très proche par sa teneur et son excrétion d'acide urique, de *Pomatias elegans* (Müller), espèce terrestre.

Espèces / Catabolites azotés	*L. neritoides*		*L.saxatilis*		*L.littorea*		*L.littoralis*	
	E	I	E	I	E	I	E	I
ACIDE URIQUE en mg / g p.s.a. / h.	6,38	12,19	0,99	2,57	0,94	1,30	2,37	3,28
ALLANTOINE en mg / g p.s.a. / h.	0	0	0	0,02	0	0,03	0	0,02
ACIDE ALLANTOIQUE en mg / g p.s.a. / h.	0	0	0,05	0,23	0	0	0	0,02
UREE en mg / g p.s.a. / h.	0,44	0,18	0	0	0,02	traces	0,09	0,11
AMMONIAQUE en mg / g p.s.a. / h.	0	0	0	0,10	0	0,04	0,06	0,11

Tabl. 90 : Catabolites azotés excrétés par les diverses espèces de Littorines, en fonction des diverses phases de la marée (mode semi-battu).
(Dates des marées effectuées : *L. neritoides* : 10/10/72 ; *L. saxatilis* :13/5/71; *L. littorea* : 12/2/71 ; *L. littoralis* : 13/5/71)
(p.s.a. : poids sec animal ; E : émersion ; I : immersion)

En conclusion, il convient d'être prudent dans l'interprétation et la généralisation des phénomènes enregistrés, relatifs à l'excrétion azotée des Gastéropodes Prosobranches marins ; en particulier, la théorie de NEEDHAM (1935) ne se trouve que très partiellement vérifiée car l'excrétion ne dépend pas uniquement du niveau cotidal qu'occupe l'animal. Chez les Littorines, l'excrétion azotée varie qualitativement et quantitativement surtout en fonction du cycle de la marée et de la teneur en eau des tissus des individus de l'espèce considérée. De plus, certains facteurs abiotiques, tels que la durée d'exondation, le cycle saisonnier, le photo-périodisme et la nature de l'habitat peuvent entraîner des modifications plus ou moins importantes de l'excrétion.

Chapitre VII

EXCRÉTION AZOTÉE, TENEUR EN EAU DES TISSUS ET FACTEURS BIOTIQUES.

Dans le chapitre précédent, nous avons montré qu'il existe une relation très nette entre l'excrétion azotée, la teneur en eau des tissus et certains facteurs abiotiques. Il nous est alors paru intéressant de voir, dans un second temps, si les facteurs biotiques peuvent, à leur tour, influer sur l'excrétion azotée des Littorines.

A - EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU ET AGE.

1) Protocole expérimental.

Sur place, les hauteurs des coquilles des individus capturés, appartenant aux diverses espèces étudiées, sont mesurées au moyen d'un comparateur au 1/20è de millimètre, selon l'axe de la columelle, depuis l'apex jusqu'au bord le plus inférieur de la lèvre interne bordant l'ouverture du péristome (méthode de SMITH et NEWELL, 1955). Grâce aux études biométriques réalisées précédemment (cf. chapitre III), il est possible, pour chaque espèce, de répartir les divers individus selon des classes de hauteur de coquille déterminées au préalable suivant la méthode de GOULDEN (1952).

Les sujets sont ensuite débarrassés de leur coquille, pesés, desséchés sous vide en présence de chlorure de calcium. Ramenés au laboratoire, ils sont réduits en poudre fine au broyeur de Dangoumeau. Les individus de petite taille sont desséchés en présence de leur coquille, le tout est pulvérisé. On corrige l'erreur commise, selon la technique de NEEDHAM (1935) (cf.chapitre V).

Sur ces poudres, nous recherchons alors qualitativement et quantitativement, selon les techniques déjà décrites, et dans les plus brefs délais, les divers catabolites azotés et les enzymes de l'uricolyse. De plus, pour chaque série de recherches, des témoins permettent d'apporter les corrections nécessaires.

Afin de pouvoir définir les différents catabolites rejetés par les animaux dans le milieu, des individus de chaque espèce, répartis selon les classes de taille, sont placés, pendant 1 heure, à marée basse et à marée haute (Tabl. 91), dans des flacons de verre de 250 millilitres (type transfusion sanguine), étanches, stérilisés et contenant ou non, selon l'écophase considérée (1) de l'eau de mer filtrée et stérilisée (DAGUZAN et RAZET, 1971) . Les récipients contenant les excreta sont, à l'issue de l'heure, placés rapidement dans une glacière portative, puis au laboratoire, "l'excretory water" est analysée selon les méthodes déjà exposées (cf. chapitre V).

Espèces	Début de la récolte à marée basse	Début de la récolte à marée haute
Littorina saxatilis	6h.	10h45
Littorina littorea	6h.	10h.
Littorina littoralis	7h.	9h.

Tabl. 91 : Durée écoulée depuis la haute mer (t = 0) et le début de la récolte des catabolites azotés rejetés par diverses Littorines (chaque prise d'échantillon dure 1 heure).

Enfin, l'azote total, contenu dans nos sujets appartenant aux diverses classes de taille, est dosé afin de pouvoir dresser éventuellement un bilan azoté de l'excrétion.

Etant donné la petite taille des individus de *Littorina neritoides* il n'a pas été possible d'étudier les relations éventuelles entre l'excrétion azotée et l'âge chez cette espèce.

2) Résultats chez *Littorina littorea* (L.).

Les résultats obtenus concernent des sujets appartenant aux diverses classes de taille déterminées expérimentalement (Tabl.92) et récoltés lors des marées du 18 novembre 1971 (coefficient 78) et du 20 décembre 1971 (coefficient 79).

a - Teneur en eau .

Quel que soit l'âge des individus de *Littorina littorea*, la teneur en eau est toujours légèrement plus élevée à marée haute (H.M.) qu'à marée basse (B.M.). De plus son taux est plus important chez les jeunes (H.M. : 78 - 84 % ;

(1) Nous utilisons volontairement le terme écophase dans une acception différente de celle qu'il reçoit habituellement. Il nous permet de préciser chacun des environnements dans lesquels évolue successivement chaque individu au cours des différentes phases de la marée (en particulier, exondation et immersion).

B.M. : 76 - 81 %) que chez les adultes (H.M. : 70 - 76 % ; B.M. : 66 - 72 %)(Fig. 136).

Symboles utilisés	Hauteur de la coquille (h) en mm.	Age	Etat de maturité sexuelle
J_1	$5 < h < 7$	1è année	Jeunes Animaux non sexuellement matures, avec tractus génital non différencié.
J_2	$7 < h < 9$		
A_1	$10 < h < 12$ (1)	2è année	Adultes Animaux matures avec tractus génital bien différencié.
A_2	$12 < h < 14$		
A_3	$14 < h < 16$	3è année	
A_4	$16 < h < 18$		
A_5	$18 < h < 20$	4è année	

(1) Rappelons que les animaux se reproduisent dès qu'ils atteignent une hauteur de coquille : 11 mm < h < 12 mm, c'est-à-dire lorsqu'ils sont âgés de 1 an 1/2 environ.

Tabl. 92 : Définition des classes de taille de *Littorina littorea* (L.) retenues pour le présent travail.

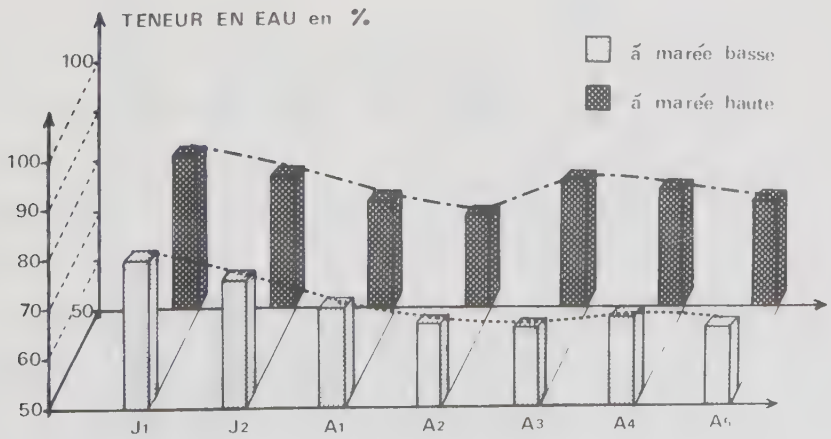


Fig. 136 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina littorea* (L.) en fonction de l'âge, à marée basse (6 h après H.M.) et à marée haute (10 h après H.M.).

b - Enzymes de l'uricolyse.

L'uricase (Fig. 137,A) existe, à marée basse, chez tous les individus quel que soit leur âge. Elle présente un maximum d'activité chez les sujets ayant une hauteur de coquille comprise entre 10 et 14 millimètres. Par contre, elle montre un niveau d'activité relativement faible chez les individus plus petits.

L'allantoïnase n'a pu être mise en évidence, à marée basse, chez aucun des bigorneaux, ce qui confirme l'hypothèse déjà émise précédemment.

L'allantoïcase (Fig. 137,B) est présente à l'état de traces chez les individus immatures les plus âgés (J_2), mais devient faiblement active chez les adultes où elle présente deux maximum (A_2 : 0,9 micromoles d'acide allantoïque dégradé / 4h / 1g de poids sec ; A_5 : 1,4 micromoles d'acide allantoïque dégradé / 4h / 1g de poids sec).

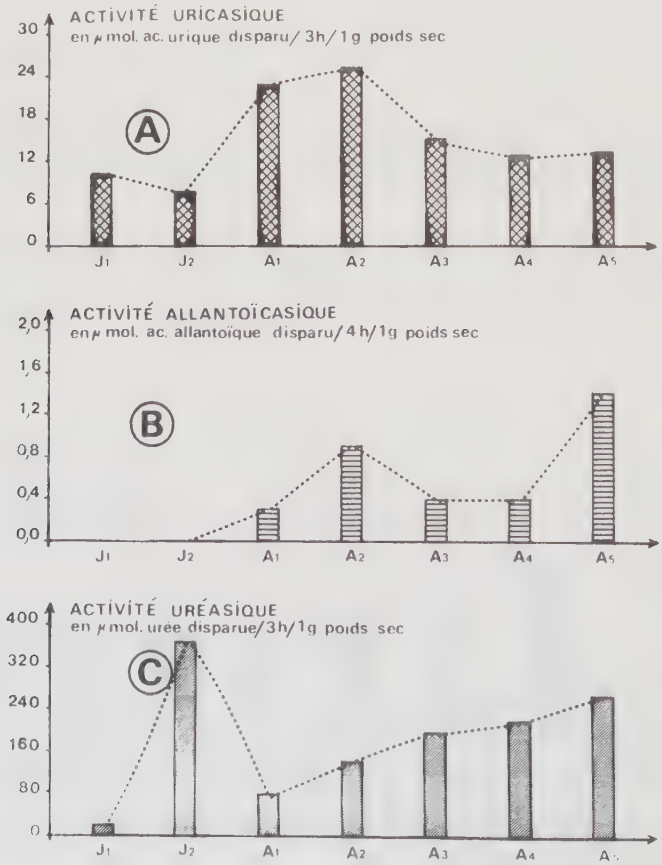


Fig. 137 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina littorea* (L.) en fonction de l'âge et à marée basse (6 h après H.M.).

L'uréase (Fig. 137,C) montre une grande activité enzymatique, surtout chez les sujets J_2 où elle atteint un niveau d'activité de 360 micromoles d'urée dégradée / 3h / 1g de poids sec.

En ce qui concerne les diverses enzymes de la chaîne de l'uricolyse chez *Littorina littorea*, à marée basse, cette étude fait ressortir les faits suivants :

-- *L'uricase et l'uréase sont très actives et présentes chez tous les individus quel que soit leur âge, avec un maximum d'activité chez les adultes, pour l'uricase, et chez les jeunes, pour l'uréase.*

-- *L'allantoïnase est absente dans tous les cas examinés.*

-- *L'allantoïcase n'apparaît pas chez les jeunes; elle présente une activité faible chez les adultes.*

c - Catabolites azotés présents dans l'animal.

Les divers catabolites de la chaîne de l'uricolyse ont pu être mis en évidence, à marée basse, chez *Littorina littorea*.

L'acide urique (Fig. 138,A) est très abondant chez les jeunes (23,2 - 26,6 mg / g poids sec) et le devient beaucoup moins chez les adultes (9,8 - 12,5 mg/ g de poids sec).

L'allantoïne (Fig.138,B) n'a pu être mise en évidence et en très faible quantité que chez les jeunes individus.

L'acide allantoïque (Fig. 138,C) offre les mêmes particularités que l'acide urique ; il a une teneur plus élevée chez les jeunes que chez les adultes.

L'urée existe chez tous les individus, mais à l'état de traces.

L'ammoniaque fixée (Fig. 139) est présente chez tous les bigorneaux, quel que soit leur âge, mais montre un taux maximum chez les individus immatures âgés (J_2).

A la suite de cette étude relative aux divers catabolites azotés de l'uricolyse de *Littorina littorea*, à marée basse, nous pouvons noter les caractères suivants :

-- *L'acide urique, l'acide allantoïque et l'ammoniaque sont présents chez tous les individus quel que soit leur âge, mais en quantités plus importantes chez les jeunes*

que chez les adultes.

-- L'allantoïne n'existe que chez les individus immatures et en faible quantité.

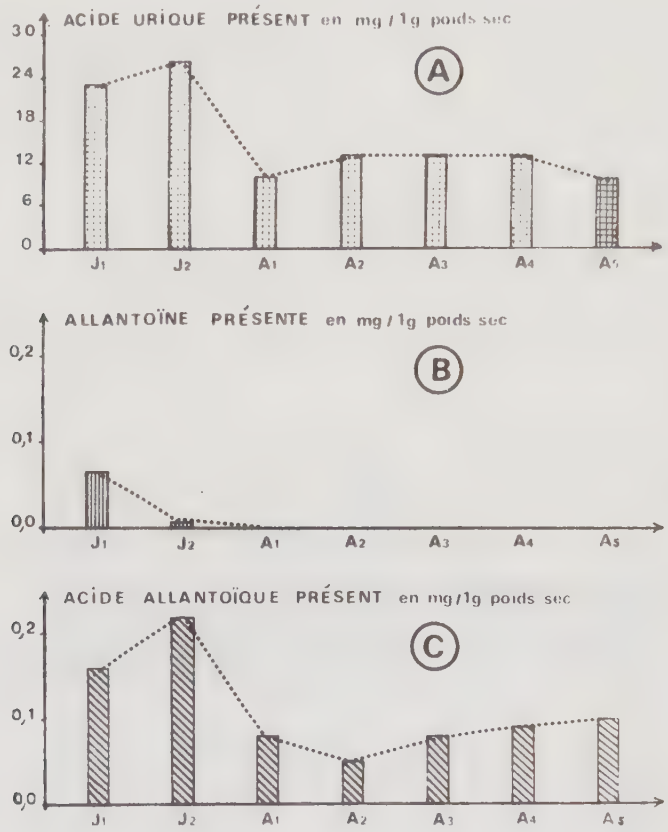


Fig. 138 - Variations des divers catabolites azotés de l'uricolyse présents chez *Littorina littorea* (L.), en fonction de l'âge et à marée basse (6 h après H.M.).

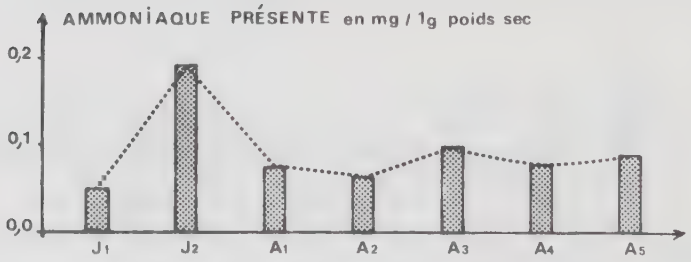


Fig. 139 - Variations de l'ammoniaque présente chez *Littorina littorea* (L.), en fonction de l'âge et à marée basse (6 h après H.M.).

d - Catabolites azotés excrétés.

Quel que soit leur âge, les individus de *Littorina littorea* excrètent de l'acide urique (Fig. 140,A), aussi bien à marée basse qu'à marée haute. Cependant, il convient de noter que les jeunes éliminent relativement beaucoup plus d'acide urique à marée basse (33,30 - 37,00 mg / g de poids sec animal / 1h) que les adultes (0,23 - 6,11 mg / g de poids sec animal / 1h). En outre, au cours de leur immersion, les individus immatures rejettent encore un peu d'acide urique (1,66 - 7,00 mg / g de poids sec animal / 1h) tandis que les adultes n'en éliminent que des traces et seulement chez certaines classes d'âges.

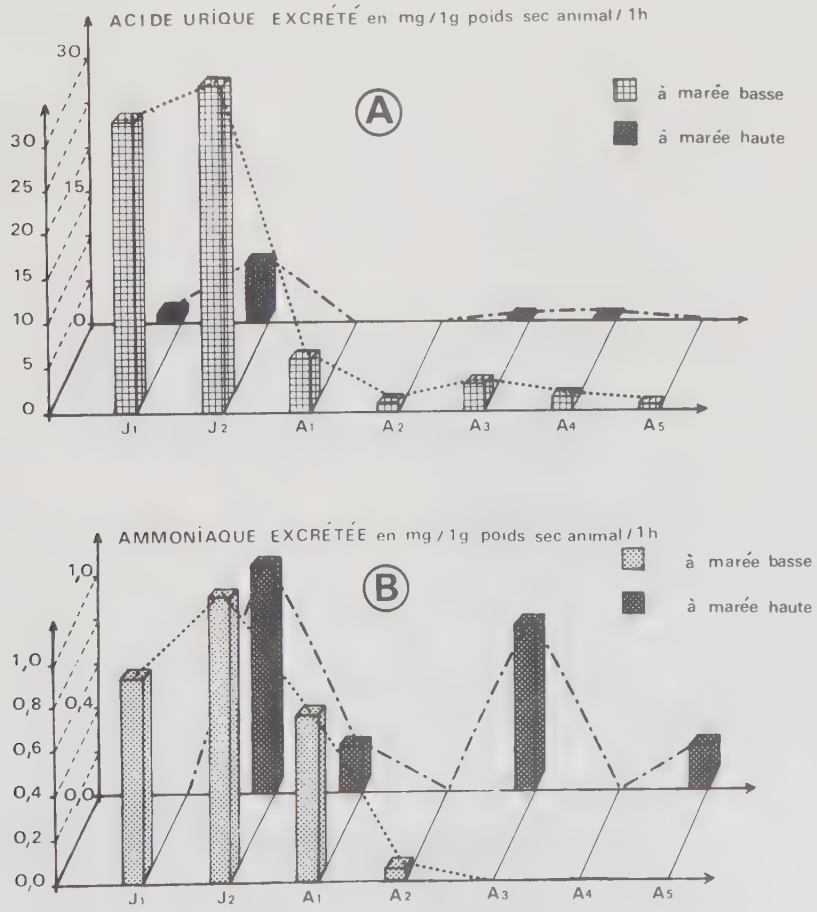


Fig. 140 - Variations de l'excrétion d'acide urique et d'ammoniaque chez *Littorina littorea* (L.) en fonction de l'âge, à marée basse (6h après H.M.) et à marée haute (10h après H.M.)

En ce qui concerne l'ammoniaque (Fig. 140,B), à marée basse, elle n'est éliminée et, en grande quantité, que par les jeunes (J_1, J_2) et les adultes ayant une hauteur de coquille comprise entre 10 et 14 millimètres (A_1, A_2) . A marée haute, par contre, quelle que soit leur taille, les bigorneaux excrètent de l'ammoniaque, mais de façon plus notable chez les jeunes que chez les adultes.

Ainsi, durant l'exondation, les bigorneaux les plus jeunes (J_1, J_2, A_1, A_2) éliminent de l'acide urique et de l'ammoniaque, tandis que les adultes plus âgés (A_3, A_4, A_5) rejettent uniquement de l'acide urique.

Au cours de leur immersion, quel que soit leur âge, les bigorneaux excrètent de l'acide urique et de l'ammoniaque.

e - Bilan de l'excrétion azotée urique et ammoniacale.

L'établissement d'un bilan azoté, à marée basse, au moins pour l'acide urique (Fig. 141,A) et l'ammoniaque (Fig. 141,B),en notant la quantité présente dans

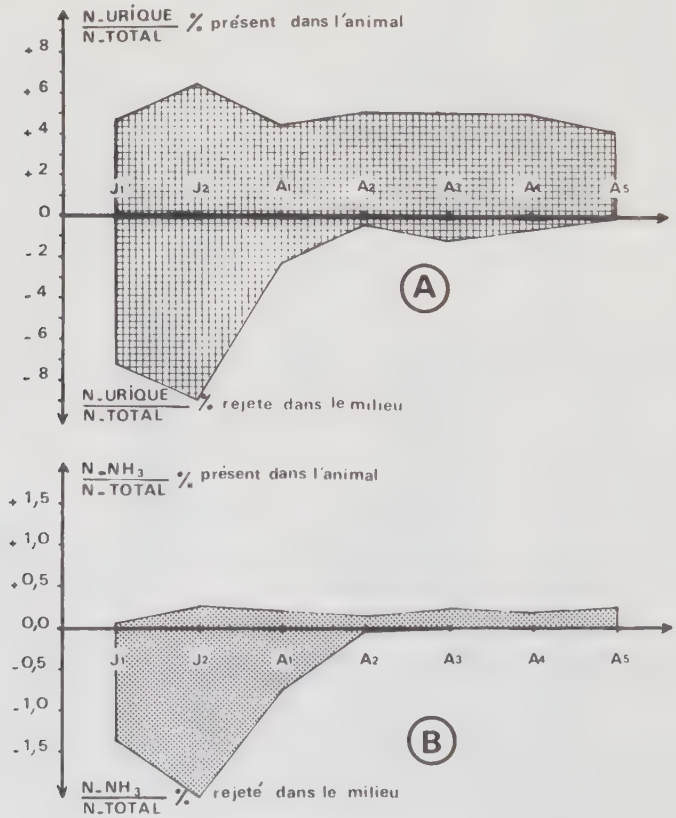


Fig. 141 - Variations des bilans de l'excrétion azotée urique et ammoniacale chez *Littorina littorea* (L.), en fonction de l'âge et à marée basse (6 h après H.M.)

l'animal d'une part, et la quantité rejetée dans le milieu, fait ressortir des faits essentiels :

-- *L'acide urique semble être stocké partiellement, à marée basse, par les adultes, alors qu'il ne l'est pas chez les jeunes.*

-- *De même, l'ammoniaque est rejetée en totalité, semble-t-il, par les individus les plus jeunes (J_1, J_2, A_1) et partiellement par les adultes, à marée basse.*

Cela confirme parfaitement les résultats de nos travaux antérieurs, et rappelle le phénomène de sénescence observé par INAGAKI (1972, 1973) chez les individus mâles les plus âgés de *Littorina saxatilis*.

3) Résultats chez *Littorina saxatilis* (Olivi).

Les individus ont été récoltés au cours des marées du 12 avril 1972 (coefficient 102) et du 15 mai 1972 (coefficient 97), et répartis en plusieurs classes de taille déterminées expérimentalement (Tabl. 93).

Symboles utilisés	Hauteur de la coquille (h) en mm.	Age	Etat de maturité sexuelle
E			Embryons : prélevés dans la poche incubatrice de la femelle
J	h < 4	< 5mois	Jeunes : animaux non sexuellement matures avec tractus génital non différencié.
A_1	6 < h < 3 (1)	1è année	Adultes : animaux matures avec tractus génital bien différencié.
A_2	8 < h < 10	2è année	
A_3	10 < h < 12		
A_4	12 < h < 14	3è année	
A_5	14 < h < 16	4è année	
A_6	16 < h < 17	5è année	

(1) Les animaux se reproduisent dès qu'ils possèdent une hauteur de coquille h > 4,3 mm., c'est-à-dire lorsqu'ils sont âgés de 5 mois et demi environ .

Tabl. 93 : Définition des classes de taille de *Littorina saxatilis* (Olivi) retenues pour le présent travail.

a - Teneur en eau.

La teneur en eau est toujours plus importante à marée haute qu'à marée basse et surtout chez les adultes. Par contre, les embryons vivant dans la poche incubatrice de la femelle montrent une teneur en eau élevée (80 %), mais stable, ne subissant pas les variations que présentent l'organisme maternel. La quantité d'eau présente chez les jeunes (H.M. : 77 - 78 % ; B.M. : 72 - 74 %) est plus importante que chez les adultes (H.M. : 71,3 - 76,4 % ; B.M. : 63,3 - 71,2 %) (Fig. 142).

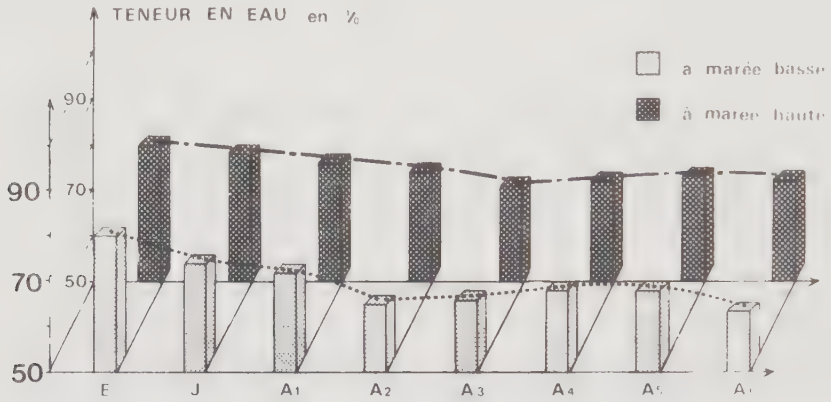


Fig. 142 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina saxatilis* (Olivi), en fonction de l'âge, à marée basse (6 h après H.M.) et à marée haute (10 h 45mn après H.M.).

b - Enzymes de l'uricolyse.

L'uricase (Fig. 143,A) existe, à marée basse, chez tous les individus examinés quel que soit leur âge. Son activité, très faible chez l'embryon (E) (3,6 micromoles d'acide urique détruit / 3h / 1g de poids sec animal), augmente graduellement pour atteindre un maximum chez les sujets adultes de première année (A_1) (51,0 micromoles d'acide urique disparu / 3h / 1g de poids sec), puis diminue plus ou moins selon l'âge des individus, et devient relativement faible chez les adultes les plus âgés (11,8 micromoles d'acide urique disparu / 3 h / 1 g de poids sec).

L'allantoïnase n'existe , à marée basse, chez aucun des sujets, quel que soit son âge. Par contre, l'allantoïcase (fig. 143,B) absente chez les embryons et les jeunes, apparaît chez les adultes avec un maximum d'activité enzymatique chez les sujets de deuxième année (A_3) (0,9 micromoles d'acide allantoïque dégradé / 4h / 1g de poids sec).

L'uréase (Fig. 143,C), bien qu'existant chez tous les sujets, depuis l'embryon jusqu'à l'adulte le plus âgé, montre surtout un niveau d'activité important chez les individus de première et de seconde années (A_1 et A_2) (A_1 : 103,1 micromoles d'urée dégradée / 3h / 1g de poids sec ; A_2 : 125,4 micromoles d'urée disparue / 3h / 1g de poids sec).

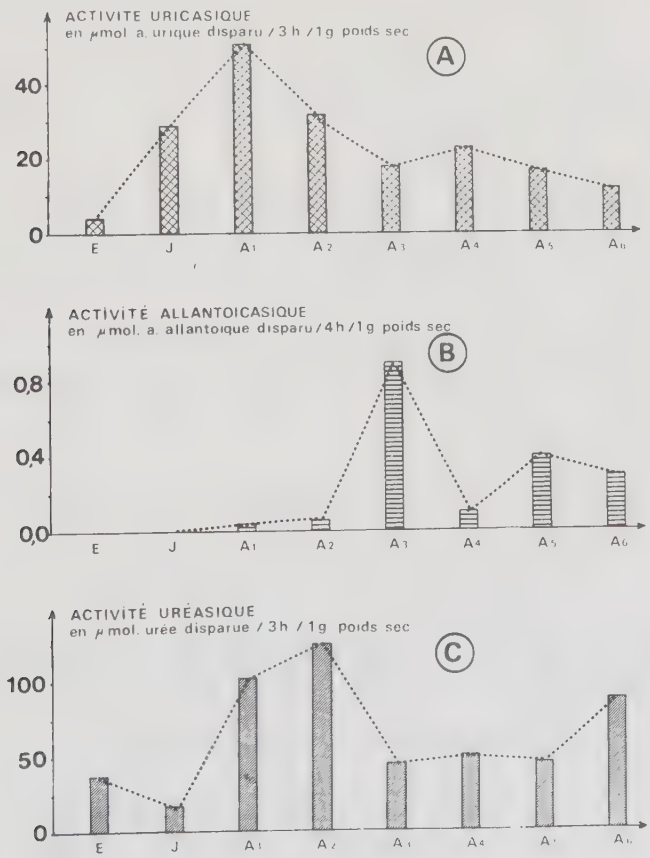


Fig. 143 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina saxatilis* (Olivi) en fonction de l'âge et à marée basse (6 h après H.M.).

Ainsi, chez *Littorina saxatilis* exondé , on peut noter que :

-- *L'uricase et l'uréase sont présentes chez tous les individus, quel que soit leur âge, et montrent un maximum d'activité chez les adultes de première année.*

-- *L'allantoïnase est absente.*

-- *L'allantoïcase n'existe pas chez les embryons et les jeunes, mais présente une activité faible chez les sujets adultes.*

c - Catabolites azotés présents dans l'animal.

L'acide urique (Fig. 144,A) n'a pu être mis en évidence chez l'embryon; par contre, il existe chez tous les sujets à marée basse, quel que soit leur âge avec un taux maximum chez les jeunes (18,67 mg / g de poids sec). Les adultes renferment une quantité d'acide urique beaucoup moindre, qui varie entre 1,00 mg et 8,50 mg par gramme de poids sec animal.

L'allantoïne (Fig. 144,B) est absente chez l'embryon et n'existe, en quantités très faibles, que chez les jeunes (J) et les adultes de première et seconde année (A_1, A_2).

L'acide allantoïque (Fig. 144,C) ne peut être mis en évidence que chez les embryons, les jeunes et les adultes de première année. Il n'existe chez aucun adulte, quel que soit son âge.

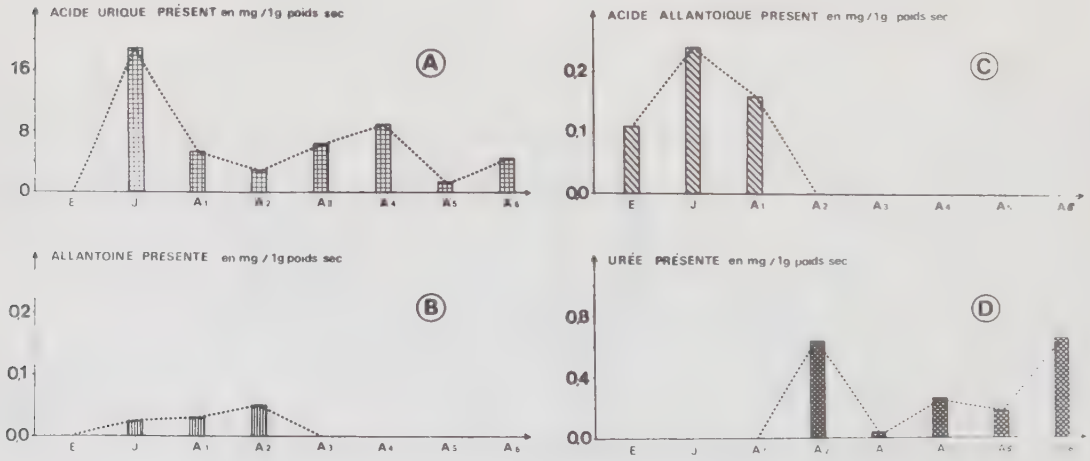


Fig. 144 - Variations des divers catabolites azotés de l'uricolyse présents chez *Littorina saxatilis* (Olivi), en fonction de l'âge et à marée basse (6h après H.M.).

Enfin, l'urée (Fig. 144,D) et l'ammoniaque (Fig. 145) ne sont présentes que chez les sujets adultes avec un taux maximum chez les individus de seconde et cinquième années.

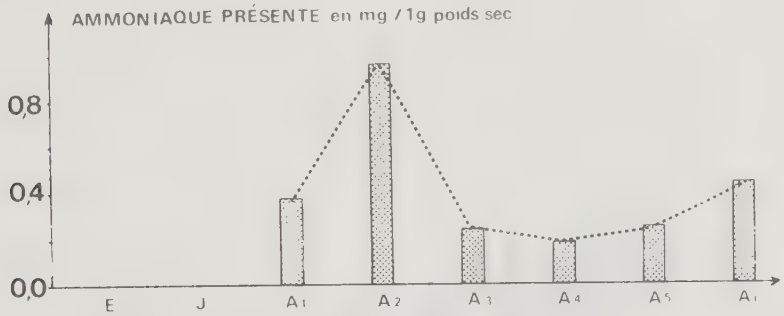


Fig. 145 - Variations de l'ammoniaque fixée présente chez *Littorina saxatilis* (Olivi), en fonction de l'âge et à marée basse (6h après H.M.).

A la suite de cette étude des divers catabolites azotés présents chez *Littorina saxatilis*, à marée basse, on peut affirmer que :

-- *L'embryon ne renferme qu'un peu d'acide allantoïque.*

-- *L'acide urique existe chez tous les individus quel que soit leur âge, mais en quantité plus importante chez les jeunes.*

-- *L'allantoïne et l'acide allantoïque ne sont présents et en faibles quantités que chez les jeunes et les adultes de première année, tandis que l'urée et l'ammoniaque ne sont mises en évidence que chez les sujets adultes.*

d - Catabolites azotés excrétés.

Tous les individus de *Littorina saxatilis* excrètent de l'acide urique (Fig. 146,A) aussi bien en immersion qu'en émersion et de façon fort appréciable . De plus, à mesure que l'individu vieillit, il rejette de moins en moins d'acide urique. Ainsi, chez les jeunes la quantité d'acide urique excrété est de 59,30 mg / g à marée basse et de 36,70 mg / g à marée haute, tandis qu'elle n'est que de 5,60 mg / g, à marée basse et de 3,60 mg / g de poids sec animal / 1h, à marée haute, pour les individus les plus âgés de cinquième année.

En ce qui concerne l'ammoniaque (Fig. 146,B), à marée basse, elle n'est éliminée que par les adultes de première année. Par contre, à marée haute, elle est excrétée par tous les individus quel que soit leur âge, mais en quantités plus importantes chez les jeunes et les adultes de première et de seconde année.

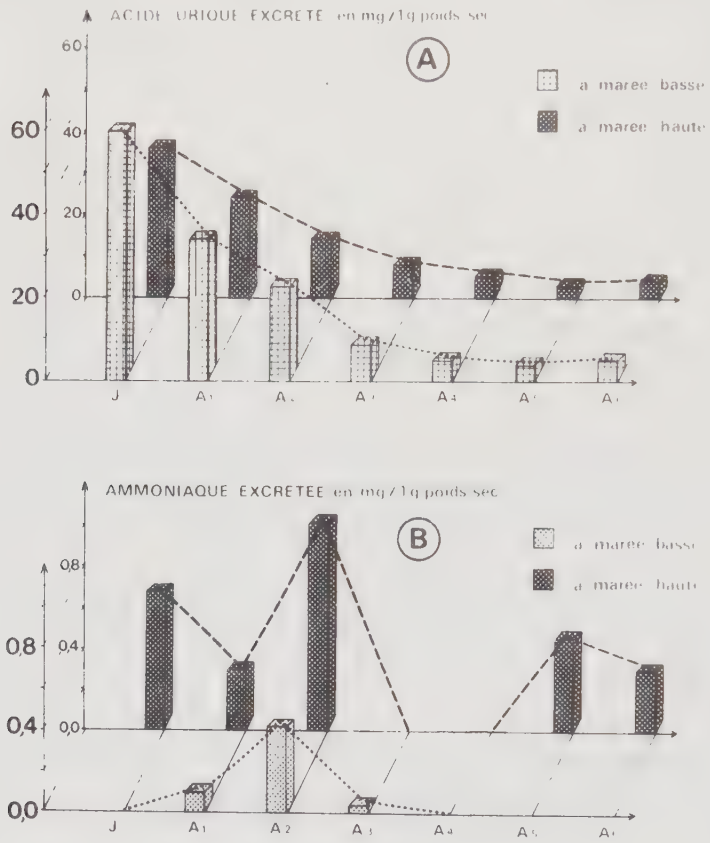


Fig. 146 - Variations de l'excrétion d'acide urique et d'ammoniaque chez *Littorina saxatilis* (Olivi) en fonction de l'âge, à marée basse (6h après H.M.) et à marée haute (10h45mn après H.M.).

Ainsi, durant l'exondation, les individus les plus jeunes (J, A_1, A_2, A_3) excrètent de l'acide urique et de l'ammoniaque, tandis que les sujets plus âgés ne rejettent que de l'acide urique et en faibles quantités.

Quel que soit l'âge des individus, lors de leur immersion, ils éliminent tous de l'acide urique et de l'ammoniaque, mais en quantités plus importantes chez les sujets jeunes.

e - Bilan de l'excrétion azotée urique et ammoniacale.

L'établissement de ces bilans, à marée basse, montre que :

L'acide urique (Fig. 147,A) est stocké totalement chez l'embryon, partiellement chez les individus adultes (A_4, A_5,A_6) mais est rejeté en quasi-totalité chez les sujets les plus jeunes (J, A_1,A_2). Ainsi,à mesure que *Littorina saxatilis*, vieillit, il y a une accumulation de plus en plus importante d'acide urique dans l'organisme.

L'ammoniaque (Fig. 147,B) est éliminée presque totalement chez tous les sujets quel que soit leur âge.

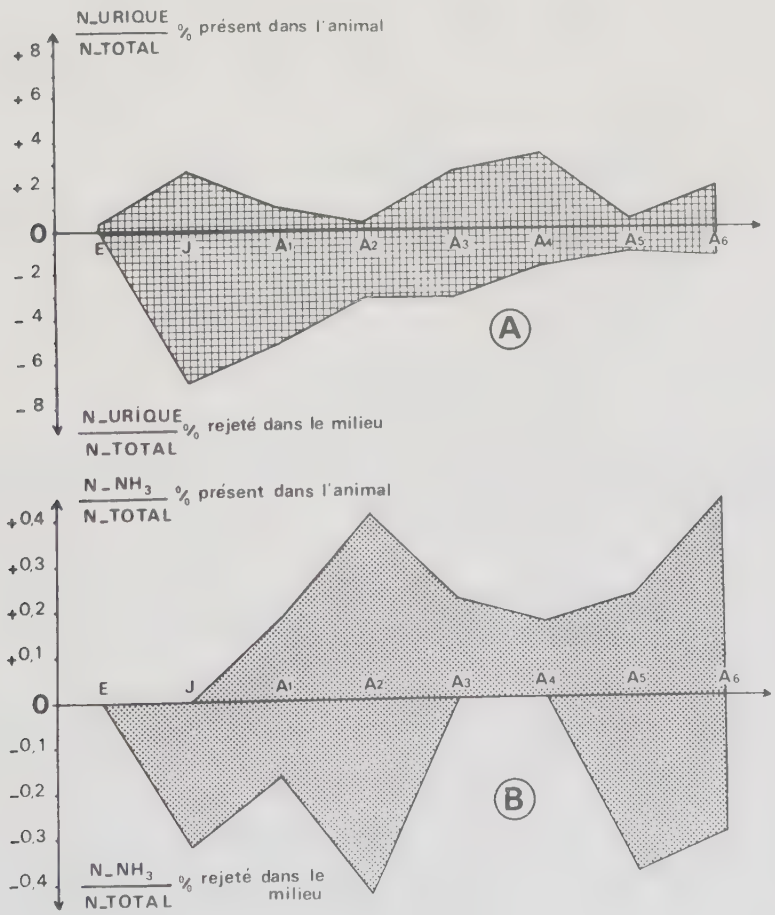


Fig. 147 - Variations des bilans de l'excrétion azotée urique et ammoniacale chez *Littorina saxatilis* **(Olivi), en fonction de l'âge et à marée basse (6h après H.M.).**

4) Résultats chez *Littorina littoralis* (L.)

Les résultats obtenus se rapportent à des individus récoltés lors des marées du 31 janvier 1972 (coefficient 90) et du 29 février 1972 (coefficient 91), et qui ont été répartis dans les diverses classes de taille définies ci-dessous (Tabl. 94).

Symboles utilisés	Hauteur de la coquille (h) en mm.	Age	Etat de maturité sexuelle
P			Embryons : contenus dans la ponte fixée sur la fronde de *Fucus vesiculosus*.
J	h < 5	< 7mois	Jeunes : animaux non sexuellement matures avec tractus génital non différencié.
A_1	6 < h < 8	1è année	Adultes : animaux matures avec tractus génital bien différencié.
A_2	8 < h < 10	2è année	
A_3	10 < h < 12		
A_4	12 < h < 14	3è année	
A_5	14 < h < 16	4è année	

(1) Rappelons que les individus se reproduisent dès qu'ils atteignent une hauteur de coquille (h) voisine de 7,2 mm (1an) chez les femelles et de 8,9 mm (1an et 4 mois) chez les mâles.

Tabl. 94 : Définition des classes de taille de *Littorina littoralis* (L.) retenues pour le présent travail.

a - Teneur en eau.

Elle est de l'ordre de 87,5 % chez les embryons vivant dans la ponte déposée sur les Fucacées. La teneur hydrique est toujours plus importante chez les jeunes que chez les adultes (Fig. 148), mais les différences enregistrées entre les valeurs obtenues à marée basse et celles à marée haute, sont relativement

faibles, ceci étant en relation avec le taux hygrométrique important de l'habitat de l'espèce, au cours de son exondation.

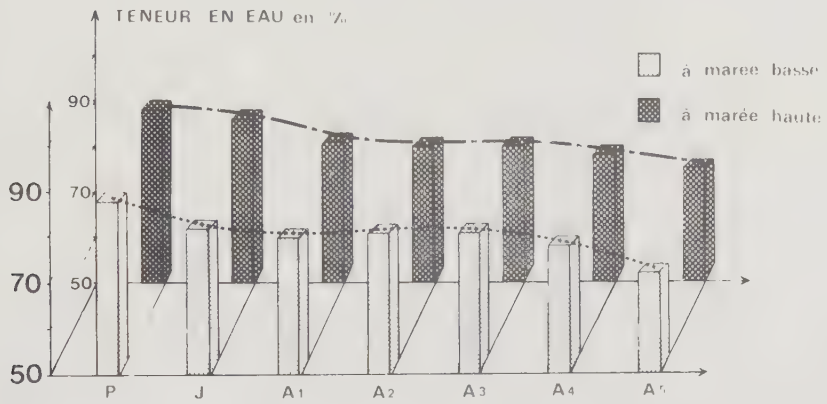


Fig. 148 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina littoralis* (L.) en fonction de l'âge, à marée basse (7h après H.M.) et à marée haute (9h après H.M.).

b - Enzymes de l'uricolyse.

L'uricase (Fig. 149,A) existe chez l'embryon et présente une activité maximale chez les jeunes (18,9 micromoles d'acide urique détruit / 3h / 1g de poids sec animal). Chez les adultes, quel que soit leur âge, à marée basse, l'activité uricasique semble être assez stable (9 à 12 micromoles d'acide urique détruit / 3h / 1g de poids sec).

L'allantoïnase n'a pu être décelée, à marée basse, chez aucun des sujets. Par contre, l'allantoïcase (Fig. 149,B) est présente mais uniquement chez les adultes. Enfin, l'uréase (Fig. 149,C) montre une activité enzymatique moyenne sensiblement la même chez tous les individus, quel que soit leur âge, sauf chez l'embryon où elle existe, mais avec un taux d'activité relativement faible (7,7 micromoles d'urée dégradée / 3h / 1g de poids sec animal).

En ce qui concerne les enzymes de l'uricolyse chez *Littorina littoralis*, à marée basse, on peut noter que :

-- *L'uricase et l'uréase existent chez tous les individus quel que soit leur âge,*

et même chez l'embryon, mais avec une activité plus faible.

-- L'allantoïnase est toujours absente.

-- L'allantoïcase n'existe que chez les adultes.

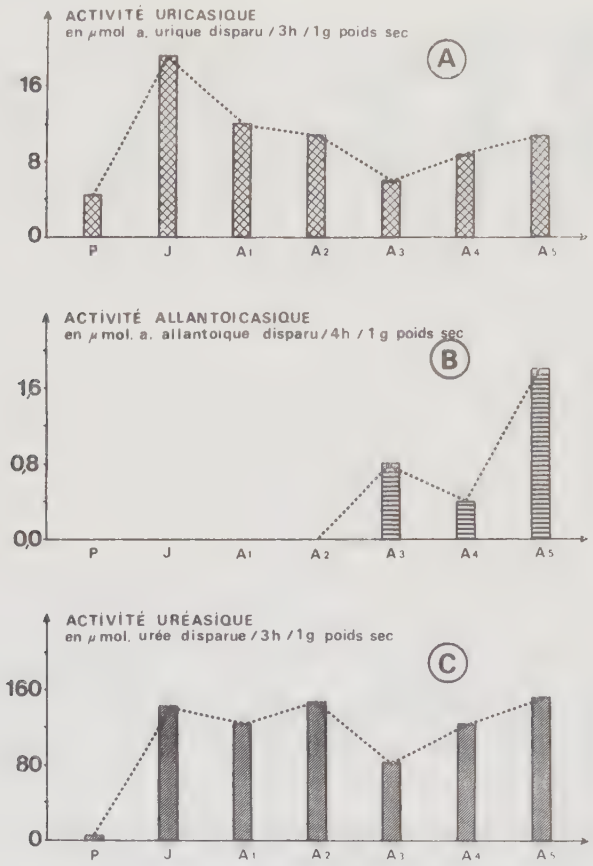


Fig. 149 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina littoralis* (L.) en fonction de l'âge et à marée basse (7h après H.M.).

c - Catabolites azotés présents dans l'animal.

L'acide urique (Fig. 150,A) existe chez l'embryon (6 mg/g de poids sec), chez les jeunes où il présente un taux maximum (46 mg / g de poids sec) et chez les adultes où sa teneur varie entre 8,65 et 20,0 mg / g de poids sec animal.

L'allantoïne (Fig. 150,B) absente chez l'embryon, ne peut être mise en évidence que chez les adultes de première et seconde années.

L'acide allantoïque (Fig. 150,C) est présent chez tous les sujets, quel que soit leur âge, avec un maximum chez les individus les plus jeunes.

Enfin, l'ammoniaque fixée (Fig. 150,D), absente chez l'embryon, est mise en évidence chez les jeunes et surtout chez les adultes, mais en quantités toujours faibles.

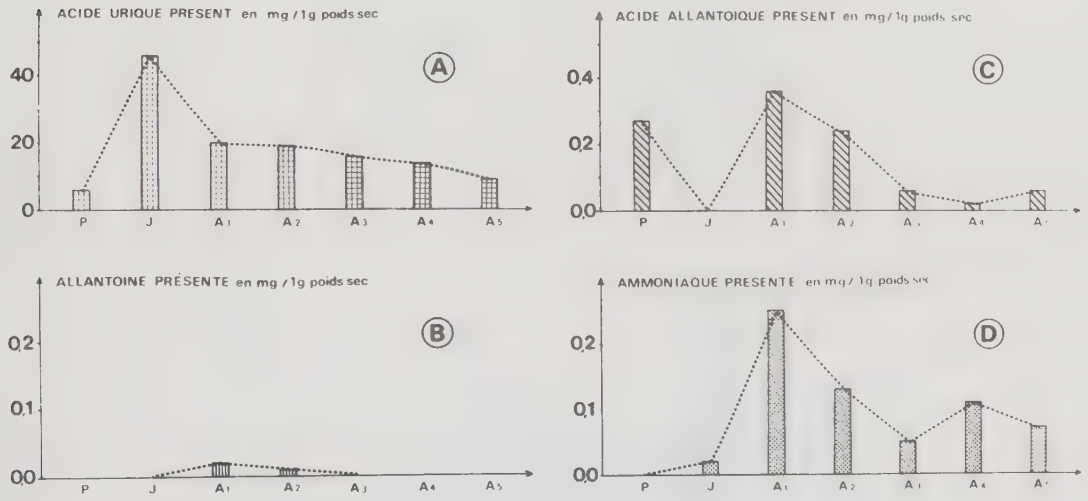


Fig. 150 - Variations des divers catabolites azotés de l'uricolyse présents chez *Littorina littoralis* (L.), en fonction de l'âge et à marée basse (7h après H.M.).

De cette étude, on peut affirmer, qu'à marée basse, chez *Littorina littoralis* :

L'embryon contient un peu d'acide urique et d'acide allantoïque.

Quel que soit leur âge, les individus jeunes et adultes renferment de l'acide urique, de l'acide allantoïque et un peu d'ammoniaque.

L'allantoïne n'existe que chez les plus jeunes individus sauf l'embryon.

d - Catabolites azotés excrétés.

Quel que soit leur âge, tous les individus excrètent de l'acide urique (Fig. 151,A) et de l'ammoniaque (Fig. 151,B), aussi bien à marée basse qu'à marée haute. A mesure que l'individu vieillit, il élimine de moins en moins d'acide urique et d'ammoniaque.

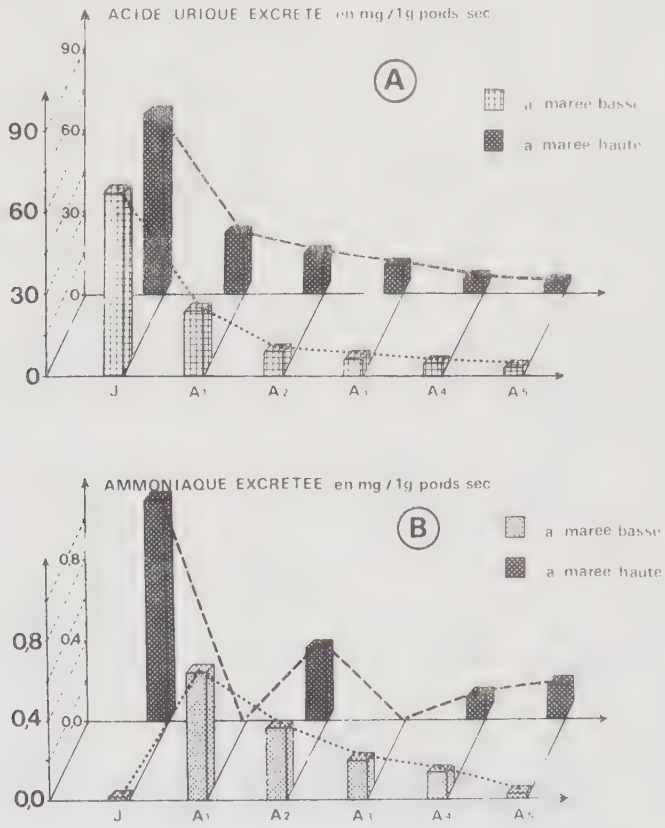


Fig. 151 - Variations de l'excrétion d'acide urique et d'ammoniaque chez *Littorina littoralis* (L.) en fonction de l'âge, à marée basse (7h après H.M.) et à marée haute (9h après H.M.).

e - Bilan de l'excrétion azotée et ammoniacale.

L'acide urique (Fig. 152,A) est accumulé en totalité chez l'embryon (P), rejeté totalement chez les individus les plus jeunes (J, A_1, A_2) et stocké partiellement chez les adultes âgés (A_3, A_4, A_5).

L'ammoniaque (Fig. 152,B) absente chez l'embryon, présente le même phénomène que pour l'acide urique.

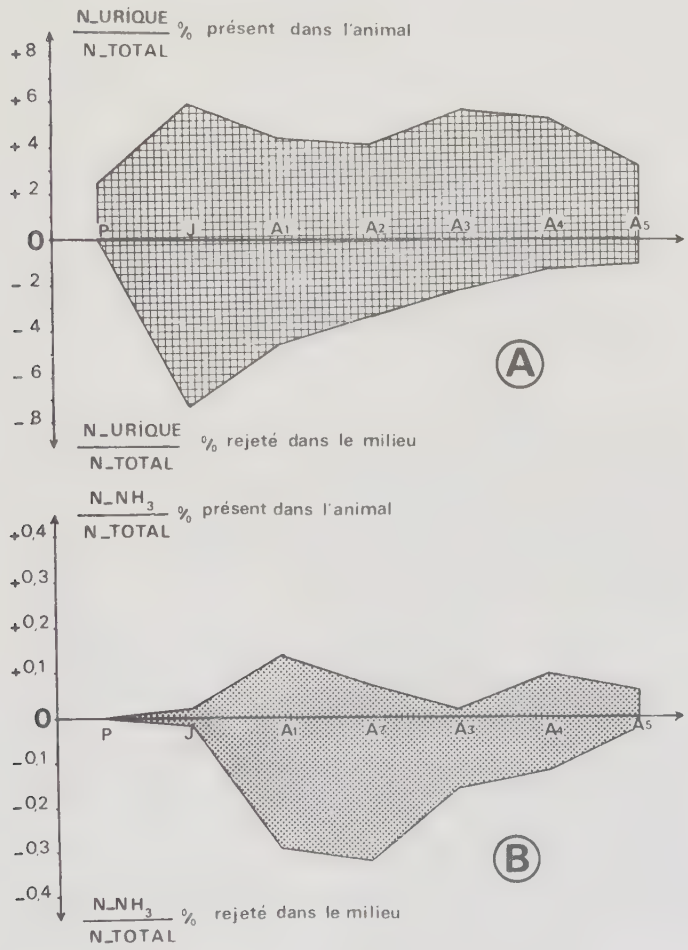


Fig. 152 - Variations des bilans de l'excrétion azotée urique et ammoniacale chez *Littorina littoralis* (L.) en fonction de l'âge et à marée basse (7h après H.M.).

Ainsi, tout se passe comme si l'individu, en vieillissant, accumulait de plus en plus d'acide urique et d'ammoniaque.

Remarque : A la suite d'expériences réalisées chez *Littorina saxatilis*, espèce vivipare où les jeunes vivent aux côtés des adultes, et chez *Littorina littorea*, espèce ovipare, chez laquelle les jeunes sont inféodés à un niveau plus bas que celui occupé par les adultes, il a été possible de constater qu'il existe des différences très nettes selon l'âge, mais que le niveau cotidal n'intervient pas sur l'excrétion azotée d'une espèce donnée.

B - EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU ET SEXE.

Afin de voir si la nature du sexe a une influence sur la teneur en eau des tissus et sur l'excrétion, des recherches parallèles ont été réalisées chez *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* . Cependant, ne seront retenus ici, pour la clarté du texte, que les résultats obtenus chez *Littorina saxatilis*.

Au cours de la marée du 13 avril 1970 (coefficient 102), des individus adultes de *Littorina saxatilis* sont ramassés, 6 heures après la haute-mer, dans leur biotope naturel et leur hauteur de coquille est mesurée à l'aide d'un comparateur au 1/20è de millimètre. Ils sont ensuite répartis selon les classes de hauteur de coquille déterminées au préalable (cf. excrétion azotée, teneur en eau et âge) et selon la nature de leur sexe. Après avoir effectué les opérations nécessaires à la préparation des poudres, enzymes et catabolites azotés de l'uricolyse sont recherchés.

Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau 95 et montrent qu'il existe, selon la nature du sexe, des différences, parfois très nettes,de la teneur en eau des tissus et de l'excrétion azotée.

Substances analysées \ Classes de taille en mm :	10 < h < 12		12 < h < 14		14 < h < 16		16 < h < 18	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	+
Teneur en eau en %	61,1	66,6	62,5	69,5	67,8	70,4	60,0	66,6
Teneur en azote total en %	8,21	7,85	8,56	7,99	8,29	7,72	8,36	7,70
Activité uricasique en micromoles Acide urique disparu / 3h / 1g de poids sec	21,6	14,4	20,4	25,5	21,2	13,4	10,7	12,9
Activité allantoïnasique en micromoles allantoïne disparue / 4h / 1g de poids sec	0	0	0	0	0	0	0	0
Activité allantoïcasique en micromoles acide allantoïque disparu / 4h / 1g de poids sec	0,9	0,9	0,0	0,3	0,2	0,6	0,0	0,5
Activité uréasique en micromoles urée disparue / 3h / 1g de poids sec	46,3	40,4	54,2	47,1	20,2	58,7	73,7	100,5
Acide urique présent en mg/g de poids sec	7,33	5,62	12,0	5,0	2,0	0,66	5,33	3,66
Allantoïne présente en mg/g de poids sec	0	0	0	0	0	0	0	0
Acide allantoïque présent en mg/g de poids sec	tr	tr	0	0	0	0	0	0
Urée présente en mg/g de poids sec	0,09	0,00	0,30	0,22	0,17	0,19	0,66	0,66
Ammoniaque présente en mg/g de poids sec	0,26	0,18	0,17	0,17	0,29	0,22	0,27	0,60

Tabl. 95 : Teneur en eau et excrétion azotée chez *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte, en fonction de l'âge et du sexe (à marée basse ; 6h après H.M.). (la hauteur de coquille (h) est exprimée en mm.)

Chez les autres espèces de Littorines, des différences de même ordre sont également observées selon la nature du sexe ; pour une classe de taille donnée, c'est chez le mâle que sont observés le taux le plus important en un catabolite donné et l'activité enzymatique la plus grande, tandis que pour une autre classe, c'est chez la femelle.

Ainsi, bien que des variations de la teneur en eau et de l'excrétion azotée semblent exister selon la nature du sexe, il est impossible d'expliquer un tel phénomène et d'essayer d'en tirer des conclusions qui seraient hasardeuses.

C - EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU ET CYCLE REPRODUCTEUR.

Comme pour le sexe, afin de savoir s'il existe une relation entre la teneur en eau , l'excrétion azotée et le cycle reproducteur chez les *Littorinidae*, de nouvelles expériences identiques ont été entreprises chez trois espèces : *Littorina saxatilis*, *Littorina littorea* et *Littorina littoralis* . Les résultats obtenus ne différant guère selon les espèces, seuls ceux concernant *Littorina saxatilis* seront présentés ici.

Tous les mois et durant plus d'une année, des individus de *Littorina saxatilis* adultes, appartenant à une classe de taille donnée (12 mm < h < 14 mm), sont analysés, en tenant compte particulièrement de la nature de leur sexe.

Les résultats obtenus montrent que la teneur en eau (Fig. 153), les

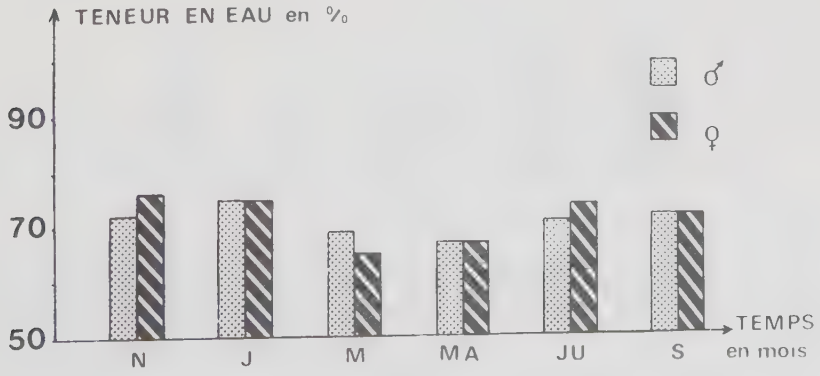


Fig. 153 - Variations de la teneur en eau chez *Littorina saxatilis* (Olivi) adulte, en fonction du sexe et des mois de l'année (à basse-mer ; 6h après H.M.; novembre 1972-septembre 1973).

activités des diverses enzymes de l'uricolyse (Fig. 154) et les teneurs des catabolites azotés correspondants, varient tout au long de l'année, selon la nature du sexe . Les expériences menées chez les autres espèces de *Littorinidae* donnent des résultats similaires.

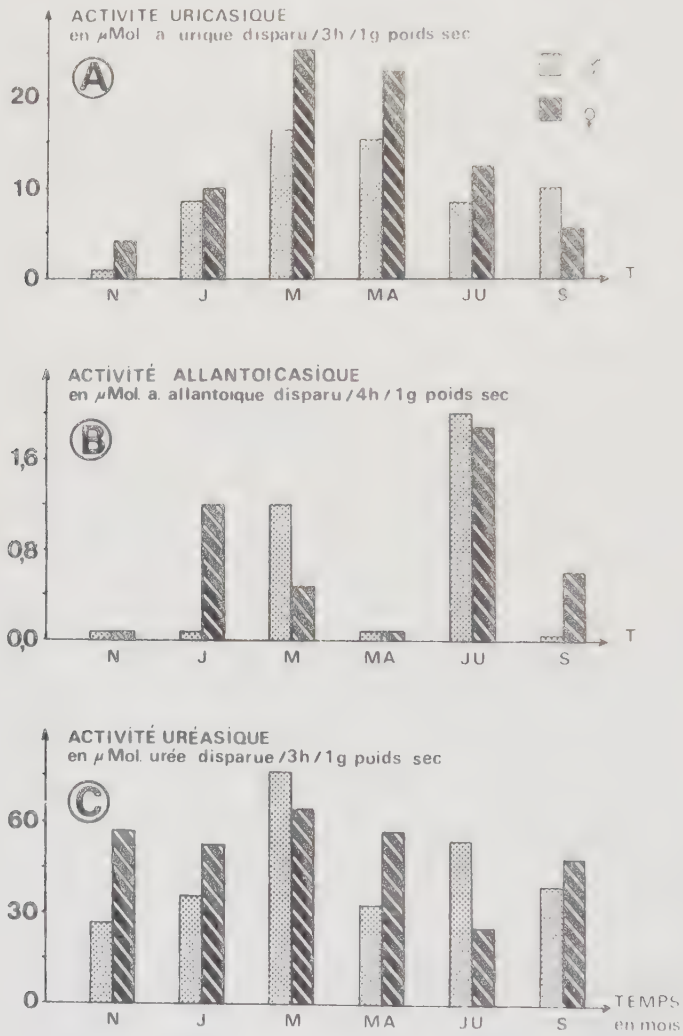


Fig. 154 - Variations des enzymes de l'uricolyse chez *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte, en fonction du sexe et des mois de l'année (à basse-mer ; 6 h après H.M. ; novembre 1972-septembre 1973).

Ainsi, à la suite de cette étude, il est possible d'affirmer qu'*a priori* , il ne semble pas exister de relation entre la teneur en eau, l'excrétion azotée et le cycle reproducteur chez les *Littorinidae* . Que la période de

reproduction soit de courte durée (*Littorina littorea*) ou étalée sur toute l'année (*Littorina saxatilis*, *Littorina littoralis*), l'excrétion azotée ne paraît pas varier avec les principales phases du cycle reproducteur.

CONCLUSION.

Les résultats obtenus dans ce chapitre montrent que chez les *Littorinidae*, il existe une relation entre l'âge des individus et certaines modalités de l'excrétion azotée considérée pendant la marée basse. Ainsi, nous pouvons noter les caractères originaux suivants :

-- La teneur en eau est toujours plus élevée à marée haute qu'à marée basse et plus importante chez les jeunes que chez les adultes.

-- Quelle que soit la taille des individus, durant l'exondation, la chaîne enzymatique uricolytique est incomplète et ne permet pas que soit dégradé l'acide urique jusqu'au stade de l'ammoniaque. Les jeunes possèdent, à ce moment défini du cycle de la marée, une uricase plus ou moins active et de l'uréase, tandis que les adultes ont de l'uricase, de l'allantoïcase et de l'uréase . De plus, c'est au moment où les animaux deviennent adultes et matures que l'uricase et l'uréase sont les plus actives.

-- Chez *Littorina saxatilis* et *Littorina littorea*, durant l'exondation, les individus les plus jeunes éliminent de l'acide urique et de l'ammoniaque, tandis que les adultes plus âgés rejettent uniquement de l'acide urique. Au cours de l'immersion, quel que soit leur âge, les animaux excrètent de l'acide urique et de l'ammoniaque.

-- Chez *Littorina littoralis*, espèce vivant au niveau le plus bas, en mode semi-battu, quel que soit l'âge, tous les individus éliminent de l'acide urique et un peu d'ammoniaque, aussi bien à marée basse qu'à marée haute.

-- Chez toutes les espèces, l'acide urique semble être stocké partiellement, à marée basse, par les adultes, alors qu'il ne l'est pas chez les jeunes ; l'ammoniaque est rejetée en totalité par les individus les plus jeunes et stockée plus ou moins chez les individus âgés.

Il est bien évident qu'on peut se demander si, dans toutes les expériences concernant les activités enzymatiques, les enzymes montrent des taux d'activité

en rapport avec ceux qu'elles possèdent chez l'animal vivant. Ces résultats sont à interpréter avec beaucoup de prudence, car pour ces recherches, nous n'avons considéré qu'une écophase donnée, essentiellement la marée basse, et avons fait varier un seul paramètre, l'âge des individus.

De plus, nous avons pu montrer que *l'excrétion azotée varie en fonction de la nature du sexe*, mais sans, cependant, pouvoir en fournir des explications très sérieuses. Enfin, *il ne semble pas exister de relation entre l'excrétion azotée et le cycle reproducteur chez les Littorinidae.*

Chapitre VIII

ORGANES IMPLIQUÉS DANS L'EXCRÉTION AZOTÉE.

A - APPAREIL EXCRETEUR.

" *La fonction excrétrice des Prosobranches s'exerce essentiellement par les reins qui sont intercalés sur les voies de retour du sang au coeur, entre les sinus veineux et les cténidies, mais de nombreuses cellules excrétrices se trouvent dans le tissu conjonctif, et la glande digestive contient de nombreuses cellules aptes à retirer de l'hémolymphe des produits de déchets du métabolisme. Ces substances peuvent enfin s'accumuler dans l'épithélium rénal sous forme de boules, ou dans une glande à concrétions* " (FRANC, 1968).

Les *Littorinidae* n'ont qu'un seul rein, par suite de la disparition du rein droit des Diotocardes. Ce rein est de type métanéphridie et, lui est annexée une "glande néphridienne" dont une partie, la glande hématique, n'est pas excrétrice (PERRIER, 1889) . La morphologie et l'anatomie de l'organe rénal ont été particulièrement étudiées par PERRIER (1889) et FRETTER et GRAHAM (1962) . Le rein est en relation avec le péricarde grâce au canal réno-péricardique, et s'ouvre dans la cavité palléale par une fente bordée d'un sphincter. La cavité rénale présente des parois plissées, richement vascularisées, revêtues d'un épithélium excréteur et de cellules ciliées contribuant à l'excrétion des produits éliminés.

Enfin, contrairement à ce qui se passe chez les autres Prosobranches, le sang qui a traversé le rein ne passe pas par la cténidie (PERRIER, 1889) (Fig. 155).

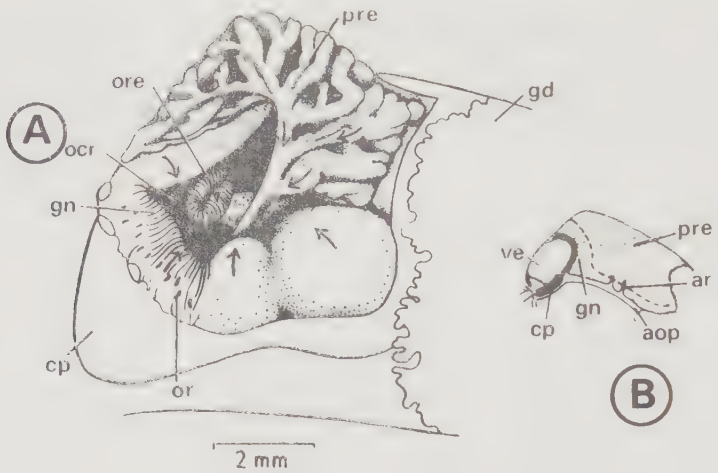


Fig. 155 - Morphologie et anatomie du rein de *Littorina littorea* (L.)
(selon FRETTER et GRAHAM,1962)
A - Sac rénal ouvert selon le trait interrompu de la figure B.
(les flèches indiquent la direction des courants ciliaires).
B - Vue d'ensemble du coeur et du rein.

(aop : aorte postérieure ; ar : artère rénale ; cp : cavité péricardique ; gd : glande digestive ; gn : glande néphridienne ; ocr : ouverture du canal réno-péricardique dans le sac rénal ; or : orifices de communication du sac rénal et des tubules de la glande néphridienne ; ore : ouverture du rein dans la cavité palléale ; pre : surface plissée du rein ; ve : ventricule).

B - FORMATION DE L'URINE.

Il existe peu de travaux concernant la formation de l'urine des Prosobranches ; citons ceux de HARRISON (1962) chez *Haliotis rufescens* Swains et de LITTLE (1965) chez *Viviparus viviparus* (L.) . Le sang filtrant à travers la paroi du coeur produit le liquide péricardique qui s'écoule par le canal réno-péricardique vers le rein où sécrétion et réabsorption en extraient l'urine. Selon FRETTER et GRAHAM (1962), la glande néphridienne, qui présente une grande surface de contact avec le sang et l'urine, intervient surtout dans la régulation de la teneur en eau et de la concentration en ions.

C - PRINCIPAUX ORGANES INTERVENANT DANS L'EXCRETION AZOTEE CHEZ *LITTORINA LITTOREA* (L.), ADULTE.

Si l'on excepte les résultats semi-quantitatifs publiés par BRUNEL et FISCHER (1954) sur divers Mollusques de la mer de Chine, on ne possède pas actuellement de données quantitatives sur la localisation des enzymes de l'uricolyse et des catabolites correspondants dans le corps même des Mollusques Prosobranches marins. C'est cette localisation que nous avons voulu rechercher chez *Littorina littorea* (L.), adulte.

Les sujets ont été récoltés lors de la marée du 1er juin 1973 (coefficient 96) sur la pointe rocheuse de Penvins, en mode semi-battu et parmi le *Fucus spiralis* L.. Leur capture a été effectuée à deux moments bien définis du cycle de la marée, soient T_1 à marée basse (6 heures après la haute-mer) et T_2 à marée haute (10 heures 10 minutes après la haute-mer). N'ont été retenus que les individus dont les coquilles, mesurées selon la technique déjà décrite, ont une hauteur comprise entre 18 et 20 millimètres, ce qui correspond à un âge de trois ans environ.

Sur une centaine de sujets, débarrassé chacun de sa coquille et de son opercule, sont prélevés sur place, la branchie, le rein, le manteau, le pied et le complexe non dissociable glande digestive - gonade (Fig. 156) . Chaque lot d'organes ainsi constitué est pesé, mis dans une petite nacelle métallique et

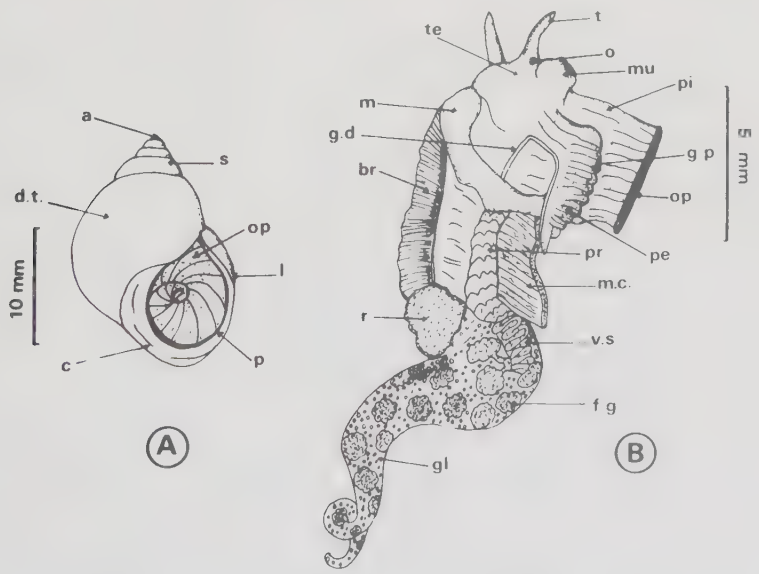


Fig. 156 - A : Vue externe de *Littorina littorea* (L.) adulte.
B : Organisation générale de l'anatomie du mâle.

(a : apex ; br : branchie ou cténidie ; c : columelle ; d.t. : dernier tour ; f.g. : follicules gonadiques ; g.d. : gouttière déférente ; g.p.:glande de la colle ; gl : glande digestive ; l : labre ; m : manteau ; m.c. : muscle columellaire ; o : oeil ; op : opercule ; p : péristome ; pe : pénis ; pr : prostate ; r : rein ou néphridie ; s : spire ; t : tentacule ; te : tête ; v.s. : vésicule séminale).

placé dans un récipient renfermant de l'azote total liquide. Au laboratoire, ces divers matériels biologiques sont alors lyophilisés, puis réduits en poudres fines au broyeur de Dangoumeau. Sur ces poudres, nous recherchons alors qualitativement et quantitativement, dans les plus brefs délais, les divers enzymes et catabolites azotés de la chaîne de l'uricolyse, selon les techniques déjà décrites.

L'ensemble des résultats obtenus (Tabl.96) confirme nos conclusions antérieures relatives à l'interruption de la chaîne enzymatique de l'uricolyse pendant la marée basse, chez *Littorina littorea*, adulte.

L'uricase (E.C.1.7.3.3.) existe dans tous les organes étudiés. Elle est très active dans le complexe glande digestive - gonade et dans le rein. Son activité est moindre dans la branchie et dans le manteau, et pratiquement nulle dans le pied. L'uricase présente une activité enzymatique plus importante à marée haute qu'à marée basse, surtout au niveau du rein (test "t" de Student significatif pour $P < 0,01$).

L'allantoïnase (E.C.3.5.2.5.) n'existe dans aucun organe pendant la période d'exondation, ce qui vérifie notre hypothèse antérieure ; par contre, à marée haute, elle peut être mise en évidence au niveau du rein, mais son activité y est plutôt faible.

Organes étudiés	URICASE en µmol. acide urique disparu /3h /1g poids sec.		ALLANTOINASE en µmol. allantoïne disparue /4h./1g poids sec .		ALLANTOICASE en µmol. ac.allantoïque disparu /4h./1g poids sec.		UREASE en µmol. urée disparue / 3h. / 1 g poids sec.	
	M.B.	M.H.	M.B.	M.H.	M.B.	M.H.	M.B.	M.H.
Animal entier	33,9 ± 0,8	33,0 ± 0,4	-	0,30 ± 0,05 *	2,7 ± 0,5	2,2 ± 0,4	186,3 ± 2,0	220,9 ± 3,1 **
Glande digestive et gonade	59,0 ± 1,8	63,2 ± 1,5	-	traces	0,6 ± 0,1	2,0 ± 0,3 *	192,7 ± 4,0	249,7 ± 3,8 **
Rein	30,0 ± 1,0	49,5 ± 1,6 **	-	0,50 ± 0,04 **	12,2 ± 0,4	19,6 ± 0,8 **	238,0 ± 2,1	412,2 ± 4,1 **
Branchie	16,0 ± 0,5	15,0 ± 0,6	-	-	-	8,4 ± 2,0 *	438,0 ± 8,0	374,5 ± 2,0 *
Manteau	11,4 ± 0,6	13,0 ± 0,5	-	-	-	1,2 ± 0,3 *	225,5 ± 3,5	410,0 ± 5,0 **
Pied	2,4 ± 0,3	1,7 ± 0,2	-	-	0,5 ± 0,1	1,7 ± 0,2 *	133,8 ± 1,6	130,0 ± 4,0

Tabl. 96 : Localisation des enzymes de l'uricolyse dans les divers organes de *Littorina littorea* (L.), adulte.

M.B. : marée basse ; H.M. : marée haute.
(Les valeurs données correspondent à la moyenne de 3 essais pour chaque détermination : $\bar{X} \pm S_m$. Différence significative entre les valeurs à marée basse et à marée haute (test "t" de STUDENT) ; * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$).

L'allantoïcase (E.C.3.5.3.4.) est présente à marée basse, en particulier dans le rein . A marée haute, elle existe par contre dans tous les organes étudiés, et son activité est plus élevée, surtout au niveau du rein.

L'uréase (E.C.3.5.1.5.) est très active dans tous les organes, aussi bien à marée haute qu'à marée basse, mais avec un niveau plus élevé au cours de l'immersion, en particulier en ce qui concerne le rein et le manteau.

Ainsi, la chaîne enzymatique uricolytique complète n'est présente qu'à marée haute et seulement au niveau du rein et de la glande digestive. L'uricase et l'uréase sont très actives, tandis que l'allantoïnase et l'allantoïcase, quand elles existent, ont des activités relativement faibles.

En ce qui concerne les catabolites azotés formant les divers maillons de la chaîne de l'uricolyse, leurs présences varient qualitativement et quantitativement d'un organe à l'autre et en fonction de la marée (Tabl. 97).

Organes étudiés	ACIDE URIQUE en mg / 1g poids sec		ALLANTOINE en mg / 1g poids sec		ACIDE ALLANTOIQUE en mg / 1g poids sec		UREE en mg / 1g poids sec		AMMONIAQUE en mg / 1g poids sec	
	M.B.	M.H.	M.B.	M.H.	M.B.	M.H.	M.B.	M.H.	M.B.	M.H.
Animal entier	11,25 ± 0,10	7,00 ± 0,12 **	0,04 ± 0,01 *	-	0,07 ± 0,01	0,08 ± 0,01	0,47 ± 0,08	0,86 ± 0,10	0,19 ± 0,02 **	-
Glande digestive et gonade	12,50 ± 0,08	13,50 ± 0,10 **	0,04 ± 0,01	0,05 ± 0,02	0,15 ± 0,02	0,10 ± 0,01	-	1,26 ± 0,07 **	0,21 ± 0,04	0,02 ± 0,01 *
Rein	12,00 ± 0,10	10,00 ± 0,07 **	-	-	-	-	-	-	0,70 ± 0,10 **	
Branchie	5,00 ± 0,13	-	-	0,07 ± 0,01 *	-	-	1,44 ± 0,13 **	-	-	-
Manteau	5,00 ± 0,10	5,00 ± 0,10	0,07 ± 0,01 *	-	-	-	0,04 ± 0,01	-	-	0,75 ± 0,11 **
Pied	7,50 ± 0,12	9,00 ± 0,08	-	-	0,04 ± 0,01 *	-	-	1,10 ± 0,06 **	-	-

Tabl. 97 : Localisation des catabolites azotés de la chaîne de l'uricolyse dans les divers organes de *Littorina littorea* (L.) adulte.

M.B. : marée basse ; H.M. : marée haute.
(Les valeurs données correspondent à la moyenne de 3 essais pour chaque détermination : $\bar{X} \pm S_m$. Différence significative entre les valeurs à marée basse et à marée haute (test "t" de STUDENT) : * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$).

L'acide urique a pu être mis en évidence dans tous les organes concernés. Il est en quantité notable surtout dans le rein et dans l'ensemble glande digestive - gonade. Au cours de l'immersion, son taux diminue de façon importante dans le rein et la branchie ; par contre, il augmente dans le pied, ce qui peut laisser envisager un stockage d'acide urique à ce niveau. De nombreux auteurs ont déjà montré qu'il y a accumulation d'acide urique dans divers organes de Gastéropodes Opisthobranches (SULIMA, 1914), Prosobranches (NEEDHAM, 1935 ; DUERR, 1968)

et Pulmonés (MARCHAL, 1890 ; NEEDHAM, 1935 ; SPITZER, 1937 ; SAXENA, 1953 ; KATO et KUBOMURA, 1955 ; HARRISON, 1962 ; FLORKIN, 1965 ; LITTLE, 1968 ; DE JORGE et PETERSEN, 1970).

L'allantoïne n'a pu être mise en évidence qu'en faible quantité, à marée basse, dans le complexe glande digestive - gonade et dans le manteau. Par contre, à marée haute, sa présence est décelée dans la glande digestive et la branchie.

L'acide allantoïque est trouvé dans la glande digestive et le pied, au cours de l'exondation, et uniquement dans la glande digestive à marée haute.

L'urée est présente, en grande quantité, dans la branchie et le manteau, à marée basse, et dans l'ensemble glande digestive - gonade et le pied à marée haute. Son taux élevé ne peut être entièrement expliqué par le catabolisme des substances puriques, nous semble-t-il ?

Enfin l'ammoniaque est mise en évidence dans le complexe glande digestive - gonade et le rein au cours de l'émersion, tandis qu'elle est présente dans la glande digestive et le manteau à l'immersion. Les valeurs enregistrées pour ce catabolite dans les divers organes sont toujours plus importantes à marée haute, ce qui corrobore nos conclusions antérieures sur une excrétion d'ammoniaque au cours de l'immersion.

CONCLUSION

L'ensemble des résultats ainsi obtenus demande à être interprété avec beaucoup de prudence. On remarque que le catabolisme des substances puriques chez *Littorina littorea* adulte semble avoir son siège dans de nombreux organes : branchie, rein, manteau, pied et complexe glande digestive - gonade.

Au point de vue de la teneur en enzymes, l'on remarque que la chaîne est complète à la fois dans le rein et dans le complexe gonade - glande digestive. La présence des biocatalyseurs en question dans ce dernier organe, si du moins c'est à lui qu'il faut les rapporter, nous fait souvenir que les anciens auteurs prêtaient à la glande digestive des Mollusques, qu'ils nommaient d'ailleurs hépatopancréas, un rôle quelque peu analogue à celui du foie des Vertébrés.

L'élimination à l'extérieur des catabolites élaborés au niveau du rein s'effectue grâce à l'urine. On peut penser que la voie d'excrétion des substances

formées dans la glande digestive se situe dans les fèces rejetées par l'intestin. L'ammoniaque peut encore être libérée au niveau de la branchie et du manteau. Quant aux substances élaborées dans les autres organes, il semble qu'elles ne puissent être excrétées qu'après transport, par voie sanguine, dans un organe adéquat (rein, glande digestive). Reste le problème de l'accumulation de l'acide urique dans le pied ; ne serait-on pas là en présence d'un stockage temporaire qui pourrait être suivi d'un passage ultérieur dans le métabolisme, comme il semble bien que c'est parfois le cas dans divers organes chez les Insectes ?

CONCLUSION GÉNÉRALE.

Il manquait un travail d'ensemble s'étendant sur plusieurs années et se rapportant uniquement à la faune malacologique de substrat rocheux sur la côte atlantique bretonne. Nous avons voulu combler cette lacune sur l'écologie et la biologie des Mollusques inféodés à ce milieu, et en particulier des *Littorinidae*, avant d'entreprendre des recherches écophysiologiques plus approfondies.

°
° °

Notre étude, à la fois qualitative et quantitative, permet, d'une part, de caractériser chaque niveau cotidal par un groupement malacologique dont les différentes espèces sont réparties, d'après une échelle de fidélité, en exclusives, électives, préférantes, accessoires et accidentelles, et d'autre part de définir la localisation et les préférences des diverses espèces de Littorines des côtes armoricaines en fonction du mode et du niveau cotidal. Ainsi, un certain nombre de faits se dégagent :

-- Chaque espèce est inféodée à un niveau cotidal bien défini et possède également un mode préférentiel.

-- La répartition verticale des diverses espèces varie qualitativement et quantitativement selon le niveau et le mode.

-- Des variations saisonnières existent et se traduisent par une abondance différente et des déplacements de populations vers le haut ou vers le bas du rocher.

-- Les espèces "lithales", beaucoup plus nombreuses que les espèces "algales" proprement dites, présentent la zonation la plus nette, ce qui laisse à penser que le milieu lithal est beaucoup plus sélectif que les milieux algaux.

-- Au sein d'une même famille de Prosobranches, les différents genres et espèces d'un même genre, montrent une répartition verticale très marquée.
-- Les diverses espèces de *Littorinidae* présentent une zonation écologique très nette qui varie avec le mode. De haut en bas du rocher, on trouve : *Littorina neritoides* (L.), *Littorina saxatilis* (Olivi), *Littorina littorea* (L.) et *Littorina littoralis* (L.), mais plus le mode est abrité et plus la limite inférieure de répartition de *Littorina littorea* se rapproche de celle de *Littorina littoralis*.

A partir de cette étude de la répartition verticale des Mollusques, nous pouvons affirmer que l'écologie des différentes espèces et, en particulier, des Littorines, est dominée par un ensemble de facteurs qu'il est impossible d'envisager séparément et dont les principaux sont : le temps d'exondation, le revêtement algal, la température, la luminosité et l'humidité liée elle-même à l'évolution des paramètres précédents.

L'étude biométrique de la croissance et les recherches sur la longévité des *Littorinidae* de la pointe rocheuse de Penvins, permettent de mettre en évidence un certain nombre de faits dont certains sont originaux:

-- Il existe une très bonne corrélation entre la hauteur de la coquille et le diamètre de l'ouverture du péristome.
-- La croissance relative de la hauteur de la coquille par rapport au diamètre de l'ouverture du péristome est différente chez les jeunes et chez les adultes pour les espèces ovipares (*L. neritoides, L. littorea, L.littoralis*) alors qu'elle ne l'est pas chez *L. saxatilis* qui est vivipare.
-- *Littorina neritoides*, espèce supra-littorale, ne présente pas de dimorphisme sexuel au niveau de la taille, tandis que les autres espèces médio-littorales montrent toujours une différence de croissance relative très nette entre mâles et femelles, ces dernières se différenciant toujours avant les mâles.
-- La croissance absolue est beaucoup plus importante chez les espèces inféodées aux niveaux supérieurs de la zone intertidale (*L. neritoides, L. saxatilis*) que chez les espèces qui vivent plus bas (*L. littorea, L. littoralis*).
-- La longévité est nettement moins importante chez *L. neritoides* (3 ans), espèce supra-littorale que chez les autres Littorines (*L. saxatilis* : 5 ans ; *L. littorea* : 5 ans ; *L. littoralis* : 4 ans).

Après avoir étudié la répartition des Mollusques intertidaux et, en particulier des Littorines de la pointe rocheuse de Penvins, des recherches plus approfondies ont été entreprises sur la biologie du développement et l'évolution démographique de *L. neritoides, L. saxatilis, L. littorea* et *L. littoralis* .

Ces recherches montrent certains faits essentiels :

-- La zonation des Littorines est probablement due à un ensemble de facteurs indissociables les uns des autres, mais dont les plus importants sont l'humidité et la température.

-- Les Littorines devant lutter surtout contre une déshydratation plus ou moins marquée,montrent un certain gradient de résistance à la dessication. Ainsi,quand les conditions hygrothermiques deviennent défavorables, les divers individus s'abritent plus ou moins parmi les algues, dans les lithoclases ou sous les galets, se rétractent dans leur coquille, ferment leur opercule et entrent dans un état de vie ralentie ou quiescence, leur permettant de survivre.

-- Les jeunes individus sont plus sensibles aux variations de température et d'humidité que les adultes et exigent, pour cette raison, des conditions hygrothermiques plus strictes.

-- La respiration est de type branchial chez les diverses espèces de Littorines, mais chez *Littorina neritoides*, en plus, se différencie une"structure pulmonaire" rappelant de très près celle des Prosobranches terrestres.

-- Au point de vue régime alimentaire, *L. neritoides* est lichénophage tandis que les autres espèces sont"algophages"ou "détritivores algophages".

-- Le mode de reproduction varie selon les espèces . *Littorina neritoides* et *Littorina littorea*, espèces ovipares à capsules ovigères pélagiques, présentent une période bien définie de ponte dans leur cycle annuel et leurs jeunes effectuent une migration plus ou moins importante pour atteindre le biotope des adultes .Par contre, *Littorina saxatilis* et *Littorina littoralis*, respectivement vivipare et ovipare à ponte fixée sur les Fucacées, sont capables de pondre toute l'année et ne présentent pas de migration des jeunes. De plus, à Penvins, seul *L. littorea* montre un véritable repos sexuel avec régression de la gonade et chute du pénis chez le mâle.

-- L'égalité numérique des sexes est réalisée chez les Littorines médio-littorales ; seul *L. neritoides* présente une sex-ratio favorable aux femelles (S.R.♂/♀= 1 : 2), ce qui le rapproche encore des Prosobranches terrestres.

-- Enfin *Littorina littorea*, adulte, est pourvu d'un sens du retour au gîte ou " homing ".

Les recherches effectuées jusqu'à présent sur les problèmes de l'eau et de l'excrétion azotée ont toujours été entreprises sur des animaux prélevés à marée basse et à propos desquels la littérature ne donne que des renseignements très fragmentaires ou très rares sur leur écologie et leur biologie. Ces deux

derniers aspects de la question ayant été approfondis dans la première partie , nous avons pu alors aborder les problèmes écophysiologiques en nous référant à des bases qui nous paraissaient indispensables . Nous avons pu ainsi étudier les modalités et les variations éventuelles de l'excrétion azotée en fonction des facteurs abiotiques et biotiques, chez quatre espèces de *Littorinidae*. De cette étude, il est possible d'en dégager plusieurs traits caractéristiques :

— Les diverses espèces de Littorines subissent au cours de leur exondation une déshydratation plus ou moins importante qui ne dépend pas uniquement du niveau cotidal qu'elles occupent, mais également de la nature de leur habitat. Ainsi, *Littorina neritoides* et *Littorina littoralis* se distinguent facilement des autres par la faible déshydratation qu'elles montrent, l'une pouvant être considérée comme espèce sub-terrestre et l'autre comme espèce franchement marine. Par contre, *Littorina saxatilis* et *Littorina littorea* correspondent bien à des organismes amphibiotiques supportant, à marée basse, les variations hydriques les plus importantes.

-- La teneur en eau des tissus des Littorines varie, à marée basse, en fonction du cycle de la marée , de la saison et des conditions hygrothermiques du milieu ; elle est toujours plus élevée à marée haute qu'à marée basse et plus importante chez les jeunes que chez les adultes.

-- Toutes les enzymes de l'uricolyse existent chez les Littorines médio-littorales : *L. saxatilis*, *L. littorea* et *L. littoralis*, l'uricase et l'uréase étant très actives, tandis que l'allantoïnase et l'allantoïcase ont des niveaux d'activité très faibles. Par contre, chez *L. neritoides*, espèce supra-littorale, la chaîne enzymatique uricolytique est incomplète, l'allantoïnase étant toujours absente.

-- Les enzymes de l'uricolyse, plus ou moins actives à marée haute, le deviennent moins ou même s'inactivent durant l'exondation et ne redeviennent très actives et fonctionnelles qu'au moment où l'eau de mer atteint de nouveau les individus, au cours de la marée montante. De plus, elles présentent toutes un cycle annuel très net, avec un maximum d'activité au printemps.

-- Tous les catabolites azotés formant les divers maillons de la chaîne de l'uricolyse existent chez *L. saxatilis*, *L. littorea* et *L. littoralis* adultes, le plus important étant l'acide urique ; par contre, chez *L. neritoides*, seuls, l'acide urique, l'urée et l'ammoniaque peuvent être mis en évidence.

-- La quantité d'acide urique présent chez les individus des différentes espèces semble être en relation avec le niveau cotidal ; plus l'espèce occupe un niveau hypsométrique élevé, plus elle renferme d'acide urique.

-- Au cours de l'exondation, quelle que soit l'espèce considérée, il y a rejet surtout d'acide urique et d'un peu d'urée ; cependant chez *L. littoralis*, un peu d'ammoniaque est aussi éliminée.

-- Au cours de leur immersion, les individus excrètent tous beaucoup plus d'acide urique , de l'urée et pour les espèces médio-littorales, un peu d'allantoïne, d'acide allantoïque et d'ammoniaque.

-- L'excrétion azotée des Littorines est en relation avec l'âge des individus. L'acide urique semble être stocké partiellement, à marée basse, par les adultes , alors qu'il ne l'est pas chez les jeunes. L'ammoniaque est rejetée en totalité par les individus les plus jeunes, tandis qu'elle est accumulée plus ou moins chez les individus âgés.

-- L'excrétion azotée varie en fonction de la nature du sexe, mais ne semble pas être en relation avec le cycle reproducteur des *Littorinidae*.

-- Enfin, le catabolisme des substances puriques chez *Littorina littorea*, adulte , a son siège dans de nombreux organes : branchie, rein, manteau, pied et complexe glande digestive-gonade. La chaîne enzymatique de l'uricolyse n'est complète que dans le rein et l'ensemble gonade-glande digestive et il semble qu'il y ait accumulation d'acide urique dans le pied.

Ainsi, les diverses espèces de Littorines montrent un type d'excrétion qui varie avant tout en fonction de la marée, et qui est lié non au cycle de la marée elle-même, mais à l'absence ou à la présence de l'eau de mer. Tout se passe comme si les individus présentaient une excrétion de type terrestre à marée basse et de type aquatique à marée haute. *Littorina neritoides*, pratiquement affranchi du milieu marin, ne montre que le type d'excrétion terrestre que présentent les autres espèces de Littorines lors de leur exondation. Cela permet encore là de considérer cette espèce comme sub-terrestre, très proche par sa teneur et son excrétion d'acide urique, de *Pomatias elegans* (Müller), espèce terrestre.

Ces résultats rappellent de très près ceux obtenus chez le Gastéropode Prosobranche dulçaquicole *Pila globosa* (Swainson) qui accumule de l'acide urique quand il hiberne en milieu terrestre et dégrade ce métabolite jusqu'au stade de l'ammoniaque lorsqu'il retrouve sa vie active en milieu aquatique (SAXENA, 1952). Un phénomène identique peut être également observé chez le Dipneuste

Protopterus aethiopicus Heckel qui excrète la plus grande partie de son azote , sous forme ammoniacale pendant sa vie active en milieu aquatique, et sous forme d'urée quand il estive dans son cocon de mucus et de boue (SMITH, 1930, *in* PROSSER et BROWN, 1962).

Ces faits permettent peut-être d'envisager une généralisation de nos résultats à différents organismes, soit amphibiotiques, soit appartenant à des groupes ubiquistes caractérisant plusieurs domaines.

°
° °

Au terme de cette étude, nous pouvons dire que les *Littorinidae* constituent l'exemple remarquable d'une famille regroupant des espèces franchement marines jusqu'à des espèces adaptées à la vie terrestre. Ce passage d'un milieu à l'autre se caractérise par des adaptations à la fois morphologiques, anatomiques et physiologiques. Cependant, il convient d'être prudent dans l'interprétation et la généralisation des phénomènes enregistrés, relatifs à l'excrétion azotée des Gastéropodes Prosobranches marins ; en particulier, la théorie de NEEDHAM (1935) ne se trouve que très partiellement vérifiée car l'excrétion ne dépend pas uniquement du niveau cotidal qu'occupe l'animal. L'écophysiologie permet de mettre en évidence la multiplicité des facteurs internes et externes qui influent sur le métabolisme de l'eau et l'excrétion azotée . Ainsi, chez les Littorines, l'excrétion azotée varie qualitativement et quantitativement surtout en fonction du cycle de la marée et de la teneur en eau des tissus des individus de l'espèce considérée. De plus, certains facteurs abiotiques (durée d'exondation, cycle saisonnier, photopériodisme, nature de l'habitat) ou biotiques (âge, sexe) peuvent entraîner des modifications plus ou moins importantes de l'excrétion.

Jusqu'à présent, trop de chercheurs ont étudié la physiologie de l'animal sans tenir assez compte de ses caractéristiques biologiques et écologiques. Si on veut s'en tenir strictement à l'aspect éco-physiologique, les recherches doivent toujours être conduites dans le biotope même de l'animal considéré et porter parallèlement sur les variations des facteurs du milieu et sur les modifications physiologiques concomitantes. Certes, des observations peuvent être effectuées au laboratoire, dans des conditions expérimentales, mais les conclusions qu'elles permettent d'élaborer, ne sont valables que dans les conditions de l'élevage et ne peuvent être étendues qu'avec une extrême prudence aux sujets restés dans leur milieu naturel.

Nous pensons qu'actuellement, en fonction du développement des recherches en écologie et des artéfacts apportés au niveau de l'analyse de certains mécanismes par des conditions trop artificielles, il devient nécessaire d'effectuer,dans la mesure du possible, des recherches physiologiques qui porteront sur l'animal analysé à partir de son biotope et en fonction de son cycle normal de développement ; tel est, à notre avis, le véritable but de l'écophysiologie.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

ABBAYES H. (des)
1934 - Végétation lichénique du Massif Armoricain.
Bull. Soc. Sc. Nat. O., 3.

ALBRECHT P.G.
1921 - Chemical study of several marine Mollusks of the pacific coast.
J. Biol. Chem., 45 , pp. 395-405.

ALEXANDER D.
1960 - Direction of movements of *Littorina*.
Biol. Bull., 119.

ALLEN P.
1961 - Amino acids in the Mollusca.
Amer. Zool., 1,n°2, pp. 253-261.

AMMAN E. et LYNCH V.
1964 - Purine metabolisme of unicellular *algae*. I. Chromatographic detection of some purines, pyrimidines, and imidazoles by their mercuric complexes.
Analytical biochemistry, 7,n°4, pp. 387-392.

ANCELLIN J., LE GALL P., TEXIER C., VILQUIN A. et VILQUIN C.
1969 - Observations sur la distribution de la faune et de la flore dans la zone de balancement des marées le long du littoral du mord-ouest du Cotentin.
Mém. Soc. nation. Sci. nat. math. Cherbourg, 52, pp. 139-199.

ANDERSON D.T.
1960 - The life histories of marine prosobranch Gastropods.
J. Malacol. Soc. Austral., 4, pp. 16-29.

ARAKAWA K.Y.
1972 - Studies on the Molluscan faeces. IV.
Publ. seto mar. biol. lab., jap., 19,n°6, pp. 347-357.

ARNOLD D.C.
1972 - Salinity tolerances of some common prosobranchs.
J. mar. biol. Ass. UK, G.B., 52,n°2, pp. 475-486.

ARVY L.
1972 - Données sur les parasitoses cercariennes des Mollusques et leurs corrélations avec les fluctuations des populations.
Bull. Lab. marit. Dinard, Fr., 1,n°2, pp. 207-216.

AUDOIN J.
1962 - Hydrologie de l'étang de Thau.
Rev. Trans. Inst. Pêches marit., 26,n°1, pp. 5-104.

AUDOUIN J.V. et MILNE EDWARDS H.
1832 - Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France.

AVENS A.C. et SLEIGH M.A.
1965 - Osmotic balance in Gastropod Molluscs. I. Some marine and littoral gastropods.
Comp. Biochem. Physiol. G.B., 16,n°1, pp. 121-141.

BAKER F.C.
1939 - The preparation of a relatively stable urease concentrate of blow-fly larvae (*Lucilia sericata* Meig.).
J. Parasitology, 25, p. 280.

BAKKER K.
1959 - Feeding habits and zonation in some intertidal snails
Arch. Néerl. Zool., 13, pp. 230-257.

BALDWIN E.
1935 - Problems of nitrogen catabolism in Invertebrates. IX. The synthesis of uric acid in *Helix pomatia*.
Biochem. J., 29, pp. 1538-1546.

1947 - An introduction to comparative biochemistry.
Cambridge University Press.

1957 - Dynamic Aspects of Biochemistry.
Cambridge, University Press.

BALDWIN E. et NEEDHAM J.
1934 - Problems of nitrogen catabolism in Invertebrates. I. The snail *(Helix pomatia)*.
Biochem. J., 28, pp. 1372-1392.

BANNISTER W.H., BANNISTER J.V. et MICALLEF H.
1966 - A biochemical factor in the zonation of marine Molluscs.
Nature, G.B., 211,n°5050, p. 747.

BARENBRECHT H.P.
1920 - L'uréase et la théorie de l'action des enzymes par rayonnement.
Rec. Trav. Chim. Pays-Bas, 4,n°1, p. 287.

BARKMAN J.J.
1955 - On the distribution and ecology of *Littorina obtusata* L. and its subspecefic units.
Arch. Néerl. Zool., 11, pp. 22-86.

BATTACHARYA C.G.
1967 - A simple method of revolution of a distribution into gaussian components.
Biometrics, 23, pp. 115-135.

BATTELLI F. et STERN E.
1909 - Recherches sur les échanges gazeux produits par le ferment uricolytique.
C. R. Soc. Biol., 66 , p. 411.

BAVAY
1889 - Addition à la faune malacologique terrestre et maritime de la rade et des environs de Brest.
J. de Conchyliol., 37.

BAYNE R.A. et FRIEDL F.E.
1968 - The production of externally measurable ammonia and urea in the snail *Lymnaea stagnalis stagnalis* Say.
Comp. Biochem. Physiol., G.B., 25,n°2, pp. 711-717.

BEAUCHAMP P. (de)
1914 - Les grèves de Roscoff. Etude sur la répartition des êtres dans la zone des marées.
Un volume, Paris.

1923 - Etude de bionomie intercotidale. Les îles de Ré et d'Yeu.
Arch. Zool. Exp. Gén., 61, pp. 455-520.

BEHRENS S.
1972 - The role of wave impact and dessication on the distribution of *Littorina sitkana* Philippi, 1845.
Veliger, 15,n°2, pp. 128-132.

BELLAMY D.
1970 - Animal rythms.
Sci. Progr., G.B., 58,n°229, pp. 99-115.

BENARD F.
1965 - Essai de mesure des facteurs écologiques dans la zone des marées.
Thèse. Caen.

1967 - Réalisation d'une station automatique d'enregistrement des facteurs physico-chimiques dans la zone des marées.
Helgoländer Wiss, Meeresunters, 15, pp. 353-360.

BERGERARD J.
1971 - Facteurs écologiques et cycle sexuel de *Littorina saxatilis* (Olivi) (Mollusques, Gastéropodes).
Cah. Biol. mar., 12,n°2, pp. 187-193.

1971 - Cycle sexuel annuel chez *Littorina saxatilis*.
Congrès de Malacologie de Caen.

1974 - Cycle sexuel saisonnier dans une population naturelle de *Littorina saxatilis* (Olivi) (Gastéropode, Prosobranche).
Bull. Soc. Zool. Fr., (sous presse).

BERNER L.
1942 - La croissance de la coquille chez les Gastéropodes.
Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 816, pp. 1-16.

BERRY A.J.
1956 - Some factors affecting the distribution of *Littorina saxatilis* (Olivi).
Ph. D. Thesis, University of London.

1961 - Some factors affecting the distribution of *Littorina saxatilis* (Olivi).
J. Anim. Ecol., 30,n°1, pp. 27-45.

BINGHAM F.O.
1972 - Several aspects of the reproductive biology of *Littorina irrorata (Gastropoda)*.
Nautilus, USA, 86,n°1, pp. 8-10.

1972 - The influence of environmental stimuli on the direction of movement of the supralittoral Gastropod *Littorina irrorata*.
Bull. Mar. Sci., USA, 22,n°2, pp. 309-335.

BLACKITH R.E. et VERDIER M.
1960 - Quelques nouvelles techniques utilisables en analyse morphométrique chez les Acridiens. II. Utilisation du fémur antérieur pour diverses discriminations.
Bull. Soc. Ent. Fr., 65, pp. 260-273.

BLOCK R.J., DURRUM E.L. et ZWEIG G.
1955 - A manual for paper chromatography and paper electrophoresis.
Acad. Press. New-York.

BOBBITT J.M., SCHWARTING A.E. et GRITTER R.J.
1972 - Introduction à la Chromatographie.
Gauthier-Villars Ed., Paris.

BOCQUET C.
1953 - Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* Fabr. (Isopodes asellotes). Essai de systématique évolutive.
Arch. Zool. exp. gen., 90,n°4, pp. 187-450.

BOHN G.
1904 - Périodicité vitale des animaux soumis aux oscillations du niveau des hautes mers.
C. R. Acad. Sci., 139, p. 610-611.

1905 - Attractions et oscillations des animaux sous l'influence de la lumière.
Mém. Inst. Gén. Psychol., 1, pp. 1-111.

BOKENHAM N.A.H., NEUGEBAUER F.L.M. et STEPHENSON T.A.
1938 - The vertical distribution of certain intertidal marine Gastropods in False Bay, with notes on the development of two of them.
Ann. Natl. Mus., 9,n°1, p. 113-137.

BORKOWSKI T.V.
1971 - Reproduction and reproductive periodicities of south floridian *Littorinidae (Gastropoda Prosobranchiata)*.
Bull. mar. Sci., USA, 21,n°4, pp. 826-840.

BRICTEUX-GREGOIRE S. et FLORKIN M.
1962 - Sur l'excrétion d'urée et d'acide urique par l'escargot *Helix pomatia* L.
Arch. Intern. Physiol. Biochem. Belg, 70,n°1, pp. 144-145.

1962 - Les excreta azotés de l'escargot : *Helix pomatia* et leur origine métabolique.
Arch. Intern. Physiol. Biochim. Belg., 70,n°4, pp. 496-506.

1964 - Recherche des enzymes du cycle de l'uréogenèse chez l'escargot *Helix pomatia* L.
Comp. Biochem. Physiol. G.B., 12,n°1, pp. 55-60.

BRIGHENTI A. et COLLA A.
1940 - Sul processo di formazione dell'acido urico nei bachi da seta.
Boll. Soc. Ital. Biol. sper., 13, pp. 197-198.

BROWN G.W.
1970 - Some evolutionary aspects of urea biosynthesis.
Excerpta med. Intern. Congr. sér. Pays-Bas, 195, pp. 3-14.

BRUNEL A.
1936 - Un nouvel enzyme, l'allantoïcase. Sa présence dans le règne animal.
C. R. Acad. Sc., 204, p. 380.

1936 - Le métabolisme de l'azote d'origine purique chez les Champignons.
Thèse es Sciences, Paris.

1937 - Métabolisme de l'azote d'origine purique chez les Poissons et les Batraciens.I, II, III.
Bull. Soc. Ch. Biol., 19, pp. 806-826.

1938 - Sur la dégradation des substances d'origine purique chez les Mollusques lamellibranches.
C. R. Acad. Sc., 206, pp. 858-859, 1027-1036, 1683-1696.

1949 - Traité pratique de chimie végétale.
Georges Frères, Tourcoing.

BRUNEL A. et CAPELLE G.
1947 - Sur l'importance des uréides glyoxyliques chez les êtres vivants.
Bull. Soc. Ch. Biol., 29, pp. 427-444.

BRUNEL A. et FISCHER P.H.
1954 - Sur la dégradation des composés d'origine purique chez les Mollusques.
Bull. Lab. Maritime, Dinard, 40, pp. 32-38.

BRUNEL-CAPELLE G.
1950 - Sur la mise en évidence de l'allantoïcase chez les êtres vivants (animaux).
C. R. Acad. Sc., 230, pp. 1979-1981.

BRUSLE J.
1969 - Les rythmes biologiques chez les Invertébrés.
Ann. Biol., 8 n°5-6, pp. 281-318.

BUCHANAN J.M.
1951 - Biosynthesis of the purines.
J. Cell. Comp. Physiol., 38, pp. 143-171.

CABIOCH L.
1961 - Etude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff.
Cah. Biol. Mar., 2, pp. 1-40.

CAILLIAUD
1865 - Catalogue des Mollusques du département de la Loire inférieure.
Nantes.

CAMPBELL J.W.
1970 - Comparative biochemistry of nitrogen metabolism. I. The Invertebrates.
Academic Press, London & New-York.

1970 - Comparative biochemistry of arginine and urea metabolism in Invertebrates.
Excerpta med. Intern. Congr. sér. Pays-Bas, 195, pp. 48-68.

CAMPBELL J.W. et GOLDSTEIN L.
1970 - Nitrogen metabolism and the environment.
Academic Press, London & New-York.

CAMPBELL J.W. et SPEEG K.V. Jr.
1968 - Arginine biosynthesis and metabolism in terrestrial snails.
Comp. Biochem. Physiol. G.B., 25,n°1, pp. 3-32.

CANELLAKIS E.S. et COHEN P.P.
1955 - The end products and intermediates of uric acid oxidation by uricase.
J. Biol. Chem. U.S.A., 213, pp. 385-395.

CAULLERY M. et PELSENEER P.
1920 - Sur la ponte et le développement du Vignot *(Littorina littorea)*.
Bull. Sci. Fr. Belg., 44, pp. 357-360.

CHATTERJEE B. et GHOSE K.C.
1973 - Seasonal variation in stored glycogen and lipid in the digestive gland and genital organs of two freshwater Prosobranchs.
Proc. malacol. Soc. London, G.B., 40,n°5, pp. 407-412.

CHOQUET M.
1966 - Biologie de *Patella vulgata* L. dans le Boulonnais.
Cah. Biol. Mar., 7,n°1, pp. 1-22.

1968 - Croissance et longivité de *Patella vulgata* L. (Gastéropode Prosobranche) dans le Boulonnais.
Cah. Biol. Mar., 9,n°4, pp. 449-468.

1970 - Analyse des cycles sexuels naturels chez les Mollusques hermaphrodites et gonochoriques.
Bull. Soc. Zool. Fr., 95,n°3, pp. 393-406.

CITHAREL J.
1971 - Contribution à l'étude du métabolisme azoté des algues marines.
Thèse Doct. es-Sciences Nat. Rennes.

CLEMENTI A.
1918 - Richerche sull' arginasi. V. Sulla presenza dell'arginasi nell' organismo di qualche Invertebro.
Atti R. Acad. Lincei, Rendic., 27,n°5, pp. 299-302.

CLOUDSLEY-THOMPSON J.L.
1961 - Rythmic activity in animal physiology and behaviour.
Academic Press, New-York, London.

COE W.R.
1942 - Influence of natural and experimental conditions in determining shape of shell and rate of growth in Gastropods of the genus *Crepidula*.
J. Morph., 71, pp. 35-47.

COGNE J.
1960 - Schistes cristallins et granites en Bretagne méridionale.
Thèse, Rennes.

COLE L.C.
1965 - Dynamics of animal population growth.
J. Chron. Dis., 18,n°11, pp. 1095-1108.

COLEMAN N.
1973 - The oxygen consumption of *Mytilus edulis* in air.
Comp. Biochem. Physiol., 45A, pp. 393-402.

COLLET G.
1963 - Dosage de l'azote et validité des résultats.
Bern. schveiz. bot. Gesellsch., 73, pp. 332-338.

COLMAN J.
1933 - The nature of the intertidal zonation of plants and animals.
J. Mar. Biol. Ass., UK, 18, pp. 435-476.

1940 - On the faunas inhabiting intertidal seaweeds.
J. Mar. Biol. Ass., UK, 24, pp. 129-183.

CONOVER R.J. et CORNER E.D.S.
1944 - Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycle.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 48, pp. 49-75.

CONDSEN R., GORDON A.H. et MARTIN A.J.P.
1944 - Qualitative analysis of proteine : a partition chromatography method using paper.
Bioch. J., 38, p. 224.

CONWAY E.J.
1962 - Microdiffusion analysis and volumetric error.
Crosby Lockwood & Son LTD, London.

COUSIN C.
1971 - Introduction à l'étude histologique et cytologique de l'organogenèse et du cycle de l'appareil génital chez deux Gastéropodes Prosobranches gonochoriques *Littorina littorea* (L.) et *Littorina saxatilis* (Olivi) : analyse des populations, gamétogenèse, reproduction, cycle.
Thèse Doct. 3è Cycle, Caen.

CREAC'H P.W.
1953 - Sur la présence d'acide citrique dans le test des Gastéropodes et des Céphalopodes.
C. R. Soc. Biol., Paris, 147, pp. 671-673.

1963 - Les enzymes protéolytiques des Poissons.
Ann. Nutr. Alim., 17, pp. 375-471.

CREAC'H P., ULIANA R., JOUSSOT-DUBIEN J.
1972 - Possibilités d'existence d'un photo-cycle partiel du carbone et de l'azote en milieu marin.
4è Congrès intern. de la Mer, Dinard, 1, pp. 161-164.

CRISP D.J.
1960 - Factors influencing growth-rate in *Balanus balanoides*.
J. Anim. Ecol., 29, pp. 95-116.

CRISP D.J. et FISCHER-PIETTE E.
1959 - Répartition des principales espèces intercotidales de la côte atlantique française en 1954-1955.
Ann. Inst. Océanogr. Paris, 36, pp. 275-387.

CRISP D.J. et SOUTHWARD A.J.
1958 - Distribution of intertidal organisms along the coasts of the english Channel.
J. Mar. Biol. Ass., UK, 37, pp. 157-208.

CUENOT L.
1899 - L'excrétion chez les Mollusques.
Arch. Biol. Paris, 16, pp. 49-96.

1928 - L'excrétiondes Invertébrés; les foies des Invertébrés.
Traité de physiologie norm. et pathol., Masson, Paris, 3.

1951 - L'évolution biologique.
Masson, Paris.

DAGUZAN J.
1966 - Le retour au gîte ou "homing" chez *Littorina littorina* L. adulte, (Mollusque Gastéropode Prosobranche).
C. R. Acad. Sc. Paris, 263, pp. 830-831.

1967 - Les Mollusques de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan) et leurs principales localisations.
Bull. Soc. Sc. Bretagne, 42, n°1-2, pp. 81-97.

1967 - Relation entre l'écologie et la morphologie de la coquille chez *Thais lapillus* (L.) (Néogastéropode, *Muricidae*).
Bull. Soc. Sci. Bretagne, 42, pp. 273-279.

1967 - Contribution à l'écologie des Mollusques intertidaux de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan).
Thèse Doct. 3e cycle, Rennes.

1969 - Contribution à l'étude de la faune intertidale de la pointe rocheuse de Penvins (Morbihan) : liste faunistique à l'exclusion des Mollusques.
Bull. Soc. Sc. Bretagne, 44, n°3-4, pp. 249-255.

1970 - Relation entre l'excrétion de l'acide urique et le cycle de la marée chez *Littorina littorea* (L.) adulte (Mollusque Mésogastéropode *Littorinidae*).
C. R. Acad. Sci. Paris, 270, pp. 3131-3133.

1971 - Contribution à l'étude de l'excrétion azotée chez *Littorina littorea* (L.) adulte (Mollusque Mésogastéropode *Littorinidae*).
Arch. Sci. Physiol., 25, pp. 293-302.

1972 - Relation entre le cycle de la marée et l'excrétion azotée chez *Littorina littorea* (L.) adulte, (Mollusque Mésogastéropode, *Littorinidae*).
4e Congrès intern. de la mer, Dinard, 1, pp. 165-169.

DAGUZAN J.
1974 - Essai de localisation des enzymes et des catabolites azotés de la chaîne de l'uricolyse chez *Littorina littorea* (L.) adulte (Mollusque Gastéropode Prosobranche *Littorinidae*).
C. R. Acad. Sc. Paris, 278, n°10, pp. 1043-1046.

DAGUZAN J. et RAZET P.
1971 - Les éléments terminaux du catabolisme azoté et leurs variations en fonction de la marée chez *Littorina littorea* (L.) adulte (Mollusque Mésogastéropode *Littorinidae*).
C. R. Acad. Sc. Paris, 272, pp. 2800-2803.

1972 - Relation entre l'excrétion azotée, la marée et l'âge chez *Littorina littorea* (L.) (Mollusque Mésogastéropode *Littorinidae*).
Arch. Sci. Physiol., Fr., 26, n°4, pp. 401-413.

DAHL E.
1948 - On smaller *Arthropoda* of marine algae.
Undersökninger Over Oresund, 35.

DAJOZ R.
1970 - Précis d'écologie
Dunod édit., Paris.

DANIEL F.
1883 - Faune malacologique terrestre, fluviatile et marine de la rade et des environs de Brest.
J. de Conchyliol., 31, pp. 223-263.

DAUTZENBERG P.H.
1887 - Une excursion malacologique à Saint-Lunaire (I. et V.).
Bull. Soc. Etud. Sci., Paris, 9.

1900 - Faunule malacologique de Saint-Malo.
Feuille des jeunes naturalistes, 514.

DAUTZENBERG P.H. et DUROUCHOUX P.
1913 - Les Mollusques de la baie de Saint-Malo.
Feuille des jeunes naturalistes, 514.

DAUTZENBERG P.H. et FISCHER H.
1915 - Etude sur *Littorina obtusata* et ses variations.
J. Conchyl., 62, pp. 87-128.

1925 - Les Mollusques marins du Finistère et en particulier de la région de Roscoff.
Trav. de la Station Biol. Roscoff, 3, pp. 1-80.

DAVY de VIRVILLE A.
1940 - Les zones de végétation sur le littoral atlantique.
Soc. Biogéog., 7, pp. 205-257.

DE GUERNE et BARROIS TH.
1881 - La faune littorale de Concarneau.
Rev. des cours scientifiques.

DEHNEL P.A.
1956 - Growth rates in latitudinally and vertically separated populations of *Mytilus californianus*.
Biol. Bull., 110, pp. 43-53.

1964 - Rates of growth of Gastropods as a function of latitude.
Physiol. Zool., 28, pp. 115-144.

DELAUNAY H.
1912 - Sur l'azote restant du sang et du liquide cavitaire de quelques Invertébrés. Ses rapports avec l'azote protéique.
C. R. Soc. Biol., 73.

DELAUNAY H.

1913 - Recherches sur les échanges azotés des Invertébrés.
Arch. Int. Physiol. 13.

1927 - Recherches biochimiques sur l'excrétion azotée des Invertébrés.
Thèse Bordeaux.

1931 - L'excrétion azotée des Invertébrés.
Biol. Rev., 6, pp. 265-301.

1934 - Le metabolisme de l'ammoniaque d'après les recherches relatives aux Invertébrés.
Ann. Physiol. Physicochim. Biol., 10, pp. 695-724.

DENYS DE MONTFORT

1808 - Conchyliologie systématique et classification méthodique des coquilles.
Schoel, Paris, 2.

DEXTER R.W.D.

1943 - Observations on the local movements of *Littorina littorea* (L.) and *Thais lapillus* (L.).
Nautilus, 57, pp. 6-8.

DINTER L. et MANOS P.

1972 - Evidence for a pheromone in the marine periwinkle, *Littorina littorea* (L.) (*Littorinidae*).
Veliger, USA, 15, n°1, pp.45-47.

DIXON M. et WEBB E.C.

1964 - Enzymes.
Longman, green and Co LTD, London.

DOLLFUS R.

1914 - Les zones subterrestres et littorales à l'île Tatihou et dans la région de Saint-Vaast-la Hougue (Manche).
Bull. Mus., 20, pp. 253-267.

DRACH P.

1948 - Premières recherches en scaphandre autonome sur le peuplement des faciès rocheux de la zone littorale profonde.
C. R. Acad. Sci., Paris, 227, pp. 1176.

1953 - Divers types de croissance des Gastéropodes Prosobranches.
XIVe Congr. Int. Zool., Copenhague, pp. 442-443.

DUCHATEAU G., FLORKIN M. et FRAPPEZ G.

1941 - Formes de l'équipement enzymatique de la désamination amino-purines chez les Invertébrés et les vertébrés poïkilothermes.
Bull. classe Sci. Acad. Roy. Belg., 27, pp. 169-173.

DUCHATEAU G., SALET H., CAMIEN M.N. et FLORKIN M.

1952 - Acides aminés non protéiques des tissus chez les Mollusques Lamellibranches et chez les vers. Comparaison des formes marines et des formes dulcicoles.
Arch. Intern. Physiol., 60, pp. 124-125.

DUERR F.

1966 - Qualitative analysis of the uric acid, xanthine and guanine content of several snails.
Rep. Am. Malac. Un., pp. 66-67.

1967 - The uric acid content of several species of Prosobranch and Pulmonate snails as related to nitrogen excretion.
Comp. Biochem. Physiol., 22, n°2, pp. 333-340.

1968 - Excretion of ammonia and urea in seven species of marine Prosobranch snails.
Comp. Biochem. Physiol., 26, n°3, pp. 1051-1059.

DURAND G.
1966 - Contribution à l'étude de la biologie du sol : sur le catabolisme des acide nucléiques et de leurs dérivés.
Thèse, Toulouse.

EALES N.B.
1928 - The littoral faune of Great Britain.
Cambridge Univ. Press.

ECHEVIN R., BRUNEL A. et SARTORIUS L.
1940 - Sur l'origine de l'allantoïne,
C. R. Acad. Sc., 211 , 71.

EDNEY E.B.
1957 - The water relations of terrestrial Arthropods.
Cambridge Univ. Press.

ELLIOT J.M. et DECAMPS H.
1973 - Guide pour l'analyse statistique des échantillons d'Invertébrés.
Ann. Limnol., 9,n°2, pp. 79-120.

ELMHIRST R.
1923 - Annual Report of the Scot. Mar. Biol. Assoc. for the year 1922.
Rep. Scot. Mar. Biol. Ass., pp. 1-47.

EMERSON D.N.
1966 - Total free amino-acid nitrogen in eleven species of snails:a consideration of some variable factors.
Proc. South Dakota Acad. Sci., 45, pp. 196-201.

1969 - Influence of salinity on ammonia excretion rates and tissue constituents of euryhaline Invertebrates.
Comp. Biochem. Physiol., *G.B.*, 29,n°3, pp. 115-1133.

EMERSON D. et DUERR F.
1966 - Some physiological effects of starvation in the intertidal prosobranch, *Littorina planaxis* (Philippi, 1847).
Comp. Biochem. Physiol., 20, pp. 45-53.

EVANS F.
1965 - The effects of light in zonation of the four periwinkles : *Littorina littorea* (L.), *Littorina obtusata*, *Littorina saxatilis*, and *Melarapha neritoides*, in an experimental tidal tank.
Netherl. J. Sea. Res., 2,n°4, pp. 556-566.

1947 - The intertidal ecology of certain selected localities in the Plymouth neighbourhood.
J. Mar. Biol. Ass., *UK*, 27, pp. 173-218.

1947 - The intertidal ecology of *Cardigan* Bay.
J. Ecol., 34, pp. 273-309.

1948 - The lethal temperatures of some common british littoral Molluscs.
J. Anim. Ecol., 17, pp. 165-173.

1957 - The intertidal ecology of some localities on the atlantic coast of France.
J. Ecol., 45, pp. 245-271.

FABRE E.
1950 - Présence de *Littorina neritoides* L. dans des flaques à salinité variable.
Bull. mus. Hist. nat. Marseille, 10, p. 10.

FEICHTMEIR T.V. et VRENN H.T.
1955 - Direct determination of uric acid using uricase.
Amer. J. clin. Pathol., 25, pp. 833-830.

FELIX R., SCHEEL F. et SCHULER W.
1929 - Die Urikolyse.
Zeitch. f. physiol. Chem., 180, p. 90.

FISCHER H.
1891 - Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes.
Thèse, Paris.

1898 - Recherches sur la morphologie du foie des Gastéropodes.
Bull. Sci. Fr. Belg., 24, pp. 9-15.

FISCHER P.H.
1941 - Teneur en eau des tissus chez quelques Gastéropodes aquatiques.
Bull. Mus. nation. hist. natur. Paris, 13.

1961 - Comportement en aquarium et résistance à l'exondation de quelques Mollusques tropicaux.
J. Conchyliol. Fr., 10,n°2, pp. 101-103.

1964 - Données sur la résistance à l'exondation de quelques Mollusques littoraux.
J. Conchyl., 104,n°3, pp. 95-102.

1964 - Faunule malacologique des laminaires sur les côtes de France et en particulier à la Baule.
J. Conchyl., 104,n°3, pp. 103-113.

1966 - Comparaison de la résistance dans l'eau et dans l'air chez quelques Mollusques littoraux.
J. Conchyliol. Fr., 105, pp. 140-142.

1966 - Durées de résistance des Mollusques à l'émersion et à l'immersion.
J. Conchyliol. Fr., 105,n°4, pp. 236-244.

FISCHER P.H. et BRUNEL A.
1953 - Relations entre l'habitat des Gastéropodes et leur processus d'excrétion.
C. R. Soc. Biogeogr., 260, pp. 36-37.

FISCHER-PIETTE E.
1928 - Recherches de bionomie et d'océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche.
Ann. Inst. Océanogr., 5, pp. 201-429.

1932 - Répartition des principales espèces fixées sur les rochers battus des côtes et des îles de la Manche, de Lannion à Fécamp.
Ann. Inst. Océanogr., 12, pp. 105-213.

1934 - Sur la distribution verticale des organismes fixés dans la zone de fluctuation des marées.
C. R. Acad. Sci., 198, pp. 1721-1723.

1939 - Sur la croissance et la longévité de *Patella vulgata* L. en fonction du milieu.
J. Conchyl., 83, pp. 303-310.

1940 - Sur quelques progrès récents et sur les méthodes et tendances actuelles en bionomie intercotidale (substratum rocheux), région tempérée.
Mém. Soc. Biogéogr., 7, pp. 393-434.

1941 - Croissance, taille maxima et longévité possible de quelques animaux intercotidaux en fonction du milieu.
Ann. Inst. Océanogr., 21,n°1, pp. 1-28.

1943 - Remarques biologiques sur un estuaire.
Bull. Lab. marit. Dinard, 25, pp. 44-48.

1948 - Sur les élément de prospérité des Patelles et sur leur spécificité.
J. Conchyl., 88, pp. 45-96.

FISCHER-PIETTE E.
1956 - Répartition le long des côtes septentrionales de l'Espagne, des principales espèces peuplant les roches intercotidales.
Ann. Inst. Océanogr. Monaco, 31,n°2, pp. 1-124.

1957 - Sur des déplacements de frontières biogéographiques, observés au long des côtes ibériques dans le domaine intercotidal.
Publ. Inst. Biol. Appl. Barcelona, 26, pp. 35-40.

1965 - Effets immédiats et conséquences tardives des froids de 1963 sur quelques Mollusques intercotidaux.
Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 64,n°1324, p. 30.

FISCHER-PIETTE E. et FRANC A.
1959 - Classe des polyplacophores, in GRASSE P.P. Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie.
Edit. Masson et Cie, 5,n°2, pp. 1701-1785.

FISCHER-PIETTE E. et GAILLARD J.M.
1956 - Sur l'écologie comparée de *Gibbula umbilicalis* da Costa et *Gibbula pennanti* Phil.
J. Conchyl. Paris, 96, pp. 115-118.

1959 - Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*. II. Modifications des caractères au long des estuaires et des rias.
J. Conchyl., 100, pp. 10-37.

1961 - Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*. III. Comparaison des points abrités, au long des côtes françaises et ibériques.
Bull. Soc. Zool., 86, p. 163-172.

1966 - Sur les variations de *Littorina saxatilis*. VII. Des populations changent actuellement d'aspect.
Cah. Biol. Mar., 7,n°4, pp. 375-382.

1971 - La variabilité (morphologique et physiologique) de *Littorina saxatilis* (Olivi) ibérique et ses rapports avec l'écologie
Mém. Mus. nation. Hist. nat., A pp. 70-89.

FISCHER-PIETTE E., GAILLARD J.M. et DELMAS D.
1966 - Sur les variations de *Littorina saxatilis*. VIII. Les populations de la Ria de Camarinas.
Bull. Mus. nation. hist. nat. Fr., 38,n°6, pp. 874-897.

FISCHER-PIETTE E., GAILLARD J.M. et JAMES B.L.
1963 - Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*. V. Sur des cas de variabilité extrême.
Cah. Biol. Mar., 4, pp. 1-22.

1964 - Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*. VI. Quelques cas qui posent de difficiles problèmes.
Cah. Biol. Mar., 5, pp. 125-171.

FISCHER-PIETTE E. et SEOANE-CAMBA J.
1962 - Sur un facteur de prospérité de *Littorina littorea* et son effet sur la frontière supérieure de l'espèce.
Bull. Cent. Etud. Rech. Sc. Biarritz, 4,n°2, pp. 171-185.

FISH J.D.
1972 - The breeding cycle and growth of open coast and estuarine populations of *Littorina littorea*.
J. Mar. Biol. Ass., 52,n°4, pp. 1011-1019.

FISHER R.A. et YATES F.
1963 - Statiscal tables for biological, agricultural and medical research.
Oliver and Boyd, Edinburgh tweeddale Court.

FLOC'H J.Y.
1964 - Distribution verticale et écologie des algues marines sur les côtes bretonnes.
Penn Ar Bed, 4,n°37, pp. 182-190.

FLORKIN M.
1945 - L'évolution du métabolisme des substances azotées chez les animaux.
Actual. Biochim., n°3, Masson et Desver, Liège.

1947 - L'évolution biochimique.
Masson édit., Paris.

1952 - Caractères biochimiques des catégories supra-spécifiques de la systématique animale.
Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 83, pp. 111-130.

1957 - Biochimie et évolution animale.
Actes Soc. helv. Sci. nat., 137, pp. 35-53.

1965 - Approches moléculaires de l'intégration écologique. Problèmes de terminologie.
Acad. R. Belg., Bull. Cl. Sc., 51,n°3, pp. 239-256.

1965 - Les produits terminaux du métabolisme azoté des Animaux. Aspects écologiques et aspects phylogéniques.
Arch. Intern. Physiol. Biochim. Belg., 73,n°3, pp. 542-543.

1969 - Nitrogen metabolism.
In Chemical Zoology, 4, pp. 147-162.

FLORKIN M. et DUCHATEAU G.
1942 - Les enzymes du catabolisme purique chez un Gastéropode *(Planorbis)*.
Bull. Soc. Roy. Sc. Liège, 4, pp. 255-259.

1943 - Les formes du système enzymatique de l'uricolyse et évaluation du catabolisme chez les animaux.
Arch. Inter. Physiol., 53, pp. 267-307.

FORBES E. et HANLEY S.
1853 - A history of British Mollusca and their shells.
London, 4 volumes.

FORSTER G.R.
1967 - The growth of *Haliotis tuberculata*:results of tagging experiments in Guernsey, 1963-1965.
J. mar. biol. Ass. U.K., 47, pp. 287-300.

FOSSE R.
1913 - Présence de l'urée chez les Invertébrés et dans leurs produits d'excrétion.
C. R. Acad. Sc., Paris, 157, pp. 151-154.

1926 - Un nouveau principe naturel des végétaux ; l'acide allantoïque.
C. R. Acad. Sc., Fr., 182, pp. 869-871.

1928 - L'urée.
Les Presses Universitaires, Paris.

FOSSE R. et BRUNEL A.
1929 - Sur le ferment producteur d'acide allantoïque par hydratation de l'allantoïne. Sa présence dans le règne animal.
C. R. Acad. Sc., 188, p. 1067.

FRAENKEL G.
1961 - Résistance to high temperature in a mediterranean snail : *Littorina neritoides*.
Ecology, USA, 42,n°3, pp. 604-606.

FRANC A.

1941 - Sur les reins larvaires de certains Mollusques Prosobranches.
C. R. Soc, Biol., Paris, 135, pp. 1487-1489.

1943 - Etudes sur le développement de quelques Prosobranches méditerranéens.
Thèse, Université d'Alger.

1954 - Variations constatées dans la faune des Mollusques de la baie de Saint-Malo.
Bull, Lab, Mar. Dinard, 40, pp. 38-42.

1959 - Classe des Bivalves in GRASSE P.P. , Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie.
Masson et Cie, 5,n°2, pp. 1845-2133.

1968 - Classe des Gastéropodes in GRASSE P.P., Traité de Zoologie, anatomie.
Masson et Cie, fasc. 3, pp. 1-986.

FRANZ D.R.

1971 - Population age structure, growth and longevity of the marine Gastropod *Urosalpinx cineraria* Say.
Biol. Bull., U.S.A., 140,n°1, pp. 63-72.

FRETTER V.

1967 - The Prosobranch veliger.
Proc. malacol. Soc. London, 37,n°6, pp. 357-366.

1968 - Studies in the structure, Physiology and ecology of Molluscs.
Symposic of the Zoological Soc, of London and the Malacological Soc. of London n°22, Acad. Press.

FRETTER V. et GRAHAM A.

1962 - British Prosobranch Molluscs.
Ray Society, London.

FRETTER V. et SHALE D.

1973 - Seasonal changes in population density and vertical distribution of Prosobranch veligers in offshore plankton at Plymouth.
J. mar. Biol. Ass. U.K., G.B., 53,n°3, pp. 471-492.

GAILLARD J.M.

1954 - Révision des espèces des côtes de France du genre *Gibbula risso* (Mollusque Prosobranche).
Bull. Mus. Hist. Nat, Paris, 25,n°6, pp. 584-593.

1965 - Aspects qualitatifs et quantitatifs de la croissance de la coquille de quelques espèces de Mollusques Prosobranches en fonction de la latitude et des conditions écologiques.
Thèse Doct., Paris.

GALBRAITH R.T.

1965 - Homing behavior in the limpets *Acmaea digitalis* and *Lottia gigantea*.
Amer. Midl. Naturalist., 74,n°1, pp. 245-246.

GALLIEN L. et LARAMBERGUE M.(de)

1938 - Biologie et sexualité de *Lacuna pallidula* (Da Costa)
Trav. Stat. Zool. Wimereux, 13, p. 293-305.

GARCIA S., PETIT P. et TROADEC J.P.

1970 - Biologie de *Penaeus duorarum* (Burkenroad) en côte d'Ivoire : croissance,
Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 1,n°2, pp. 17-48.

GASTON S. et CAMPBELL W.

1966 - Distribution of arginase activity in Mollusks.
Comp. Biochem. Physiol., 17, pp. 259-270.

GAUSSENS H.
1955 - Détermination des climats pour la méthode des courbes ombrothermiques.
C. R. Acad. Sc., 240, pp. 642-644.

GIESE A.C.
1966 - Lipids in Marine Invertebrates.
Physiol. Rev., 46,n°2, pp. 244-298.

GLEMAREC M.
1964 - Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan.
Cah. Biol. Mar., 5, pp. 33-96.

GOSTAN G.
1965 - Cytophysiologie de l'excrétion chez les Mollusques Pulmonés.
Ann. Biol. Fr., 4,n°9-10, pp. 481-494.

1966 - Aspects cycliques de la morphogenèse de la coquille de *Rissoa parva* Da Costa (Gastéropode Prosobranche).
Vie et Milieu, 17,n°1, pp. 9-108.

GOULDEN C.H.
1952 - Methods of statiscal analysis.
John Wiley & Sons Inc., New-York.

GOWANLOCH J.N.
1927 - Contributions to the study of marine Gastropods. II. The intertidal life of *Buccinum undatum*, a study in non-adaptation.
Contr. Canad. Biol. Fish., 3,n°5, pp. 167-177.

GRAH H.
1937 - Untersuchungen über die Wirkungeweise des harnsaürebildenden Fermentes bei *Helix pomatia*.
Zool. Jarhrb., Abt. allg. Zool. u. Physiol., 57, pp. 355-372.

GRAHAM A.
1971 - British Prosobranchs.
Academic Press, London and New York.

GRAHAM R.C.
1965 - The histochemical demonstration of uricase activity.
J. Histochem. Cytochem., USA, 13,n°6, pp. 448-453.

GRAHAM R.C. et KARNOVSKY M.J.
1965 - The histochemical demonstration of monoamine oxidase activity by coupled peroxidatic oxidation.
J. Histochem. Cytochem., USA, 13,n°7, pp. 604-605.

GRAHAME J.
1969 - Shedding of the penis in *Littorina littorea* (L.)
Nature, G.B., 221,n°5184, p. 976.

1973 - Breeding energetics of *Littorina littorea* (L.) (*Gastropoda : Prosobranchiata*).
J. Anim. ecol., 42,n°2, pp. 391-403.

GREEN C.V. et GREEN S.K.
1932 - Shell growth in the periwinkle *Littorina littorea*.
The American Naturalist, 49, pp. 371-376.

GULLAND J.A.
1969 - Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie : Analyse des populations.
Manuel F.A.O. de Science Halieutique FRS/M4, 160 p.

GUYOMARC'H-COUSIN C.
1973 - Etude de la discontinuité de la ponte ovulaire chez *Littorina saxatilis* (Olivi), Gastéropode Prosobranche Gonochorique.
Cah. Biol. mar., 14, pp. 519-528.

HAIRSTON N.G., HUBENDICK B. et WATSON J.M.
1958 - An evaluation of techniques used in estimating snail populations. *Bull. Wld. Hulth. Organ.*, 19, pp.661-672.

HAMAI J.
1937 - Some notes on relative growth with special reference to the growth of limpets. *Sc. Rep. Tohoku Univ.*, 4,n°12, pp. 71-95.

HANCOCK D.A. et URQUHART A.F.
1958 - Methods for marking whelks (*Buccinum undatum* L.). International Council for the exploration of the sea. C.M. 158, Shellfish Commitee, N°127.

HARDING J.P.
1949 - The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution. *J. mar. Biol., U.K.*, 28, pp. 141-153.

HARRIS D.
1968 - A method of separating two superposed normal distribution using arithmetic probability paper. *J. anim. Ecol.*, 37,n°2, pp. 315-319.

HARRISON F.M.
1962 - Some excretory processus in the abalone *Haliotis rufescens*. *J. exp. Biol., G.B.*, 39,n°2, pp. 179-182.

HASEMAN J.D.
1911 - The rythmical movements of *Littorina littorea* synchronous with ocean tides. *Biol. Bull. Wood's Hole*, 21, pp. 113-121.

HASKIN H.H.
1954 - Age determination in Molluscs. *Trans N.Y. Acad. Sc.*, 16, pp. 300-304.

HATTON H.
1936 - Observations sur l'habitat et sur la croissance de *Patella vulgata* L. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, 15, pp. 17-20.

1938 - Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux. *Ann. Inst. Océanogr.*, 17,n°5, pp. 242-348.

HAYES F.R.
1927 - The negative geotropism of the periwinkle : a study in littoral ecology. *Trans. Nova Scotian Inst. Sci.*, 16, pp. 155-173.

1927 - The effect of environmental factors on the development and growth of *Littorina littorea*. *Trans. Nova Scotian. Inst. Sci.*, 17, pp. 6-13.

1929 - Contributions to the study of marine Gastropods. III. Development, growth and behaviour of *Littorina*. *Contr. Canad. Biol. N.S.*, 4, pp. 413-430.

HAZEN A.
1913 - Storage to be provided in impounding reservoire for municipal water supply. *Proc. Amer. Soc. Civil Eng.*, 39, pp. 1943-2044.

HEIDERMANNS C. et KIRCHNER-KUHN I.
1952 - Ueber die urease von *Helix pomatia*. *Z. Vergl. Physiol. Dtsch.*, 34,n°2, pp. 176-178.

HERBERTS C.
1964 - Contribution à l'étude du peuplement rocheux sessile dans la zone à *Fucus serratus* L.
Bull. Lab. Mar. Dinard, pp. 49-50

HERTLING H. et ANKEL W.E.
1927 - Bemerkungen über den Laich und die jugendformen von *Littorina* und *Lacuna*.
Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland, 16, pp. 1-13.

HODGKIN E.P.
1960 - Patterns of life on rocky shores.
J. E. Soc. West. Austr., 43,n°2, pp. 35-45.

HORNE F.R.
1971 - Accumulation of urea by a Pulmonate snail during estivation.
Comp. Biochem. Physiol., G.B., 38,n°3A, pp. 565-570.

1973 - Urea metabolism in a estivating terrestrial snail *Bulimulus dealbatus*.
Amer. J. Physiol., U.S.A., 224,n°4, pp. 781-787.

1973 - The utilization of foodstuffs and urea production by a land snail during estivation.
Biol. Bull., U.S.A., 144,n°2, pp. 321-330.

HORNE F. et BOONKOOM V.
1970 - The distribution of the ornithine cycle enzymes in twelve Gastropods.
Comp. Biochem. Physiol., 32,n°1, pp. 141-153.

HORNE F.R. et BARNES G.
1970 - Reevaluation of urea biosynthesis in Prosobranch and Pulmonate snails.
Z. vergleich. Physiol., Dtsch., 69,n°4, pp. 452-457.

HUGHES R.N.
1970 - Population dynamics of the Bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa) on an intertidal mud-flat in North Wales.
J. Anim. ecol., 39,n°2, pp. 333-356.

1970 - An energy budget for a tidal-flat population of the Bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa).
J. anim. ecol., 39,n°2, pp. 357-382.

HUMPHREY R.R.
1930 - Observations on some of the probable factors controlling the size of certain tide-pools snails.
Publ. Puget Sound Biol. Stat., 7, pp. 205-208.

HUXLEY J.S.
1927 - Further work on heteragonic growth.
Biol. Zertralbl., 47, pp. 151-163.

1931 - Note on differential growth.
Amer. Nat., 65, pp. 289-315.

HUXLEY J.S. et TEISSIER G.
1936 - Terminologie et notation dans la description de la croissance relative.
C. R. Soc. Biol., 121, pp. 934-936.

HYMAN L.H.
1967 - The Invertebrates : Mollusca I.
Mc. Graw-Hill Book Cie, New-York.

IMBRIE J.
1956 - Biometrical methods in the study of Invertebrate fossils.
Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 108,n°2

INAGAKI H.
1972 - Sénescence dans la croissance chez le mâle de *Littorina saxatilis* var. *rudis* (Olivi), Mollusque Gastéropode, mise en évidence par la regression sexuelle et la diminution de l'intensité respiratoire. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 274, pp. 1828-1831.

1973 - Sénescence du mâle de *Littorina saxatilis* var. *rudis* (Olivi), Mollusque Gastéropode : transformation morphologique quantitative et variation du taux de calcium de la coquille. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 277, pp. 2065-2068.

JAMES B.L.
1963 - Etudes sur les variations de *Littorina saxatilis*. V. Sur des cas de variabilité extrême. *Cah. Biol. Mar. Fr.*, 4,n°1, pp,1-10.

1968 - The characters and distribution of the subspecies and varieties of *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) in Britain. *Cah. Biol. Mar. Fr.*, 9,n°2, pp. 143-166.

JANSSEN C.R.
1960 - The influence of temperature on geotaxis and phototaxis in *Littorina obtusata* L. *Arch. Néerl. Zool.*, 13,n°4, pp, 500-510.

JEFFREYS J.G.
1865 - British Conchologie.III Marine shells. Van VOORST, London.

JEZEWSKA M.M.
1971 - The output of purines as related with the nitrogen intake in *Limax maximus* L. (*Gastropoda*). *Bull. Acad. pol., sér. Sci. Biol., Pologne*, 19,n°1, pp. 23-26.

1972 - Purinotelism in slugs *Limacidae* and *Arionidae*. *Bull. Acad. Polon. sci.*, 20,n°6, pp. 365-368.

JEZEWSKA M.M., GORZKOWSKI B. et HELLER J.
1963 - Seasonal changes in the excretion of nitrogen wastes in *Helix pomatia*. *Acta biochim. polon.*, 10, n°3, pp, 309-314.

1964 - Nitrogen compounds in snail : *Helix pomatia* excretion. *Acta biochim. Polon.*, 10,n°1, pp, 55-65.

JORGE F.B. (de), PETERSEN J.A. (de)
1970 - Urea and uric acid contents in the hepatopancreas, kidney and lung of active and dormant snails, *Strophocheilus* and *Thaumatus* (Pulmonata, Mollusca). *Comp. Biochem. Physiol., G.B.*, 35,n°1, pp. 211-219.

JORGE F.B. (de), PETERSEN J.A. (de), DITARDI A.S.
1969 - Variation in nitrogenous compounds in the urine of *Strophocheilus* (Pulmonata, Mollusca) with different diets. *Experientia Suisse*, 25,n°6, pp. 614-615.

JORGE F.B. (de), ULHOA CINTRA A.B. (de), HAESER P.E. et SAWAYA P.
1965 - Biochemical studies on the snail *Strophocheilus oblongus musculus* (Becquaert). *Comp. Biochem. Physiol.*, 14,n°1, pp. 35-42.

KALCKAR H.M.
1947 - Differential spectrophotometry of purine compounds by means of specific enzymes. I. *J. Biol. Chem.*, 167, pp. 429-443.

KANDA S.
1916 - Geotropism of *Littorina*. *Biol. Bull.*, 30.

KATO H. et KUBOMURA K.
1955 - Uric acid and guanine excretion from the crystalline style sac in some Gastropods.
Sci. Repts Saitama Univ., 2.

KEILIN D. et HARTREE E.T.
1936 - Uricase, amino-acid oxidase, und xanthine-oxidase.
Proc. roy. Soc. London, 119, pp. 114-140.

KENSLER C.B.
1967 - Dessication resistance of intertidal crevice species as a factor in their zonation.
J. Anim. Ecol., G.B., 36,n°2, pp. 391-406.

KENSLER C.B. et CRISP D.J.
1965 - The colonization of artificial crevices by marine invertebrates.
J. Anim. Ecol., G.B., 34,n°3, pp. 507-516.

KISCH B.S.
1951 - Mollusca of the Biarritz aquarium filter basin.
Proc. malac. Soc. London, 29, pp. 8-13.

KITCHING J.A.
1935 - An introduction to the ecology of intertidal rock surfaces on the coast of Argyll.
Trans. R. Soc. Edinburgh, 58, pp. 351-374.

KITCHING J.A., MUNTZ L. et EBLING F.J.
1966 - The ecology of loughline. XV. The ecological significance of shell and body forms in *Nucella*.
J. Anim. Ecol., 35,n°1, pp. 113-126.

KITCHING J.A., SLOANE J.F. et EBLING F.J.
1959 - The ecology of loughline. VII. Mussels and their predators.
J. Anim. ecol., 28, pp. 331-341.

KLEKOWSKI R.Z.
1963 - The influence of low salinity and dessication on the survival, osmoregulation and water balance of *Littorina littorea* (L.) *Prosobranchia*.
Pool. Arch. Hydrobiol., 11,n°2, pp. 241-250.

KNIGHT W.
1968 - Asymptotic growth an example of nonsense disguised as mathematics.
J. Fish. Res. Bd. Can., 25, pp. 1303-1307.

KNUDSEN J.
1949 - Geographical variation of *Littorina obtusata* (L.) in the North Atlantic.
Vidensk Medd. Dan. Naturh. Foren., 111,pp. 247-255.

KOJIMA Y.
1959 - The relation between seasonal migration and sparvning of a periwinkle : *Littorina brevicula* (Philippi).
Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi, 9,n°4, pp. 183-186.

1960 - On the reproduction of periwinkles, *Littorinidae, Gastropoda*.
Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi, 10,n°2, pp. 117-120.

KONEV A.D.
1970 - Résistance à la chaleur des Mollusques du genre *Littorina* en corrélation avec les conditions de vie des espèces (en russe).
Zh. obshch. Biol., S.S.S.R., 31,n°3, pp. 337-341.

KONEV A.D. et SERGEEVA E.P.
1970 - Variabilité individuelle de la thermo-régulation de quelques espèces de Gastéropodes et d'Isopodes marins (en russe).
Zool. Zh., S.S.S.R., 49,n°9, pp. 1322-1326.

KRASSNER M.
1955 - Tropism of *Littorina littorea*.
Ann. Rept. Amer. Malacol. Union.

KREBS H.A. et HENSELEIT K.
1932 - Studies on the formation of urea in animals.
Z. Physiol. Chem., 210, pp. 3-66.

KREBS H.A. et WEIL H.
1935 - Problèmes de Biologie et de Médecine.
Vol. Jub. dédié au Prof. L. Stern., Moscou-Léningrad, 32.

LAL M.B. et SAXENA B.B.
1952 - Uricotelism in the common indian apple-snail *Pila globosa* (Swainson).
Nature G.B., 170, n°4337, p. 1024.

LAMOTTE M.
1948 - Introduction à la biologie quantitative.
Edit. Masson, Paris VI.

1966 - Le problème de l'adaptation des espèces au milieu.
Rev. Ouest. Sci. Belg., 137, n°3, pp. 313-337.

1970 - Initiation aux méthodes statistiques en biologie.
Masson & Cie, Paris.

LAMOTTE M. et BOURLIERE F.
1967 - Problèmes de productivité biologique.
Masson & Cie, Paris.

1971 - Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques.
Masson et Cie, Paris.

LAMY E.
1928 - La ponte chez les Gastéropodes Prosobranches.
J. Conchyliol., 72, pp. 25-196.

LEBOUR M.V.
1935 - The breeding of *Littorina neritoides*.
J. Mar. biol. Ass. U.K., 20, pp. 373-378.

1936 - Notes on the eggs and larvae of some Plymouth Prosobranchs.
J. mar. biol. Ass. U.K., 20, pp. 547-565.

1937 - The eggs and larvae of the British Prosobranchs with special reference to those living in the plankton.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 22, pp. 105-166.

1947 - Notes on the inshore plankton of Plymouth.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 26, pp. 527-547.

LE BRETON J.
1970 - Evolution et chute du pénis, étude de l'influence du jeûne, chez *Littorina littorea* L., Mollusque, Gastéropode, Prosobranche.
C. R. Acad. Sci., Paris, 271, pp. 534-536.

1971 - Nature endocrine des substances responsables de l'organogenèse et du cycle des tractus génitaux chez les gonochoriques et les hermaphrodites.
Haliotis, 1, n°2, pp. 215-228.

LEE T.W. et CAMPBELL J.W.
1965 - Uric acid synthesis in the terrestrial snail *Otala lactea*.
Comp. Biochem. Physiol., G.B., 15, n°4, pp. 457-468.

LEFEUVRE J.C.
1969 - Recherches sur la morphogenèse et le polymorphisme alaire des *Blattaria*.
Thèse Doct. es-Sciences Naturelles, Rennes.

LE GALL P.
1970 - Méthode d'étude des stries de croissance de *Mytilus edulis* L. Mise en évidence du rythme et des modalités de leur formation.
C. R. Acad. Sci. Paris, 270, pp. 509-511.

LE GALL S., GRIFFOND B. et STREIFF W.
1974 - Existence de facteurs endocriniens de la morphogenèse et de la régression du pénis chez *Buccinum undatum* et *Viviparus viviparus*, Mollusques, Gastéropodes, Gonochoriques.
C. R. Acad. Sci., Paris, 278,n°6, pp. 773-776.

LE GALL S. et STREIFF W.
1974 - Présence du facteur morphogenétique du pénis au niveau des ganglions pédieux chez des Mollusques Prosobranches hermaphrodites (*Crepidula, Calyptrea*) et gonochoriques (*Littorina,buccinum*).
C. R. Acad. Sci. Paris, 279, pp. 183-186.

LEVEQUE C.
1971 - Equation de Von BERTALANFFY et croissance des Mollusques benthiques du lac Tchad.
Cah. ORSTOM, Hydrobiol., 5,n°3-4, pp. 263-283.

1972 - Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, production et bilans énergétiques.
Thèse doc. , Paris VI, CNRS, 238 p.

LEWIS J.R.
1953 - The ecology of rocky shores around Anglesey.
Proc. Zool. Soc. London, 123, pp. 481-549.

1957 - Intertidal communities of the northern and western coasts of Scotland.
Trans. E. Soc. Edimburgh, 63, pp. 185-220.

1964 - The ecology of rocky shores.
The English Universities Press LTD, London.

LEWIS J.R. et POWELL H.T.
1960 - Aspects of the intertidal ecology of rocky shores in Argyll, Scotland.
Trans. R. Soc. Edimburgh, 64, pp. 45-100.

LEWIS J.R. et TAMBS-LYCHE H.
1962 - *Littorina neritoides* in Scandinavia.
Sarsia Norvège, 7, pp. 7-10.

LEWIS T. et TAYLOR L.R.
1967 - Introduction to experimental ecology.
Academic Press, London.

LINKE O.
1933 - Morphologie und physiologie des Genitalapparates der Nordseelittorinen.
Wiss. Meeresunters., 19,n°5, pp. 1-60.

1934 - Beiträge zur sexalbiologie der Littorinen.
Z. Morph. Oekol. Tiere, 28, pp. 170-177.

LINTON S.N., CAMPBELL J.W.
1962 - Studies on urea cycle enzymes in the terrestrial snail : *Otala lactea*.
Arch. Biochem. Biophys. U.S.A., 97,n°2, pp. 350-369.

LITTLE C.
1965 - Osmotic and ionic regulation in the Prosobranch Gastropod Mollusc : *Viviparus viviparus* L.
J. Exp. Biol., 43, pp. 23-37.

1965 - The formation of urine by the Prosobranch Gastropod Mollusc : *Viviparus viviparus* L.
J. Exp. Biol., 43, pp. 39-54.

1968 - Aestivation and ionic regulation in two species of *Pomacea (Gastropoda, Prosobranchia)*.
J. Exp. Biol., 48,n°3, pp. 569-585.

1972 - The evolution of kidney function in the *Neritacea (Gastropoda, Prosobranchia)*.
J. Exper. biol., 56,n°1, pp. 249-261.

LOCARD A.
1892 - Les coquilles marines.
Paris.

LUBET P. et CHOQUET C.
1970 - Cycles et rythmes sexuels chez les Mollusques Bivalves et Gastéropodes. Influence du milieu et étude expérimentale.
Haliotis, 1,n°2, pp. 129-154.

LUBET P. et LE GALL P.
1972 - Recherches préliminaires sur la structure des populations de *Crepidula fornicata* Philb., Mollusque Mésogastéropode.
Bull. soc. Zool. France, 97,n°2, p. 211.

LUBET P. et STREIFF W.
1969 - Etude expérimentale de l'action des ganglions nerveux sur la morphogenèse du pénis et l'activité génitale de *Crepidula fornicata* Phil. (Mollusque Gastéropode).
Cours et Documents de Biologie, Gordon et Breach edit., Paris. pp. 141-159.

LWOFF A.
1943 - L'évolution physiologique.
Hermann. Paris.

LYSAGHT A.M.
1941 - The biology and Trematode parasites of the Gastropod *Littorina neritoides*.
J. marine Biol. Ass. U.K., 25, pp. 41-67.

Mac DANIEL S.T.
1969 - *Littorina littorea* : lowered heat tolerance due to *Cryptocotyle lingua*.
Exper. Parasitol. U.S.A., 25,n°1-3, pp. 13-15.

Mac KENZIE C.L.
1961 - Growth and reproduction of the Oysterdrill, *Eupleura caudata* in the York River, virginia.
Ecology, U.S.A., 42, pp. 317-338.

MACHIN J.
1972 - Water exchange in the mantle of a terrestrial snail during periode of reduced evaporative loss.
J. exper. biol., 57,n°1, pp. 103-111.

MANGUM C.P. et SHICK J.M.
1972 - The pH of body fluids of marine Invertebrates.
Comp. Biochem. Physiol., G.B., 43,n°3A, pp. 693-698.

MARCHAL P.
1889 - Contribution à l'étude de la désassimilation de l'azote, L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés.
Mém. Soc. Zool. Fr., 3, pp. 31-87.

MARKEL R.P.
1971 - Temperature relations in two species of tropical West American Littorines.
Ecology, USA, 52, pp. 1126-1130.

MARTEIL L.
1956 - Etude des courants du littoral sud de la Bretagne.
Rev. Trav. Inst. Pêches Mar., 20,n°3, pp. 273-279.

1957 - L'huitre portuguaise en Bretagne.
Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 21,n°3, pp. 377-400.

1960 - Ecologie des huitres du Morbihan : *Ostrea edulis* L. et *Gryphaea angulata* Lamarck.
Thèse Doct. Rennes.

MARTOJA M.
1974 - Remarques sur l'excrétion d'un Gastéropode Prosobranche adapté au milieu terrestre, *Pomatias (= Cyclostoma) Elegans*.
C. R. Acad. Sci., Paris, 278,n°10, pp. 923-926.

MARTONNE E. (de)
1926 - Une nouvelle fonction climatologique : l'indice d'aridité.
La Météorologie, pp. 449-458.

MASSE L.
1966 - Etude comparée des teneurs en azote total des Lichens et de leur substrat : les espèces à gonidies Cyanophycées.
C. R. Acad. Sc., Paris, 263, pp. 781-784.

MAYES P.A.
1962 - Comparative investigations of the enryhaline character of *Littorina* and the possible relationship to intertidal zonation.
Nature, G.B., 195,n°4848, pp. 1269-1270.

MAYRAT A.
1964 - Croissance et développement chez les Crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les Insectes).
Mém. I.F.A.N., n°77, pp. 500-648.

1965 - La loi d'Allométrie et les allométries.
C. R. Soc. Biol., 159, pp. 544-548.

1965 - Calcul et comparaison des droites d'allométrie de croissance.
C. R. Soc. Biol., 159, pp. 2139-2143.

1966 - Croissance et développement chez les Crustacés.
Mém. I.F.A.N., n°77, pp. 499-645.

MAYZAUD P.
1971 - Etude du métabolisme de quelques espèces du zooplancton et ses conséquences écologiques : respiration et excrétion azotée.
Thèse doct. 3è cycle, Paris.

1973 - Respiration et excrétion azotée du zooplancton. I. Evaluation des niveaux métaboliques de quelques espèces de Méditerranée occidentale.
Mar. biol., Germany, 19,n°4, pp. 307-314.

1973 - Respiration et excrétion azotée du zooplancton. III. Etude de l'influence des variations thermiques.
Ann. Inst. Océanogr., Fr., 49,n°2, pp. 113-122.

MEYER G.R. et O'COWER A.K.
1963 - The ecology of six species of littoral gastropods, I, Associations between species and associations with wave action.
Austral. J. Mar. Freshwat. Res., 14,n°2, pp. 176-193.

MOORE H.B.
1934 - On "ledging"in shells at Port Erin. The relation of shell growth to environment in *Patella vulgata*.
Proc. Malacol. Soc., London, 21, pp. 217-222.

1935 - The biology of *Balanus balanoides*. IV. Relation to environmental factors.
J. mar. Biol. Ass. U.K., 20, pp. 279-307.

1936 - The biology of *Purpura lapillus*. I. Shell variation in relation to environment.
J. mar. biol. Ass. U.K., 21, pp. 61-89.

1937 - The biology of *Littorina littorea*. I. Growth of the shell and tissues, spawning, lengh of life and mortality.
J. mar. biol. Ass. U.K., 21, pp. 721-742.

1938 - The biology of *Purpura lapillus*. III. Life history and relation to environmental factors.
J. mar. biol. Ass. U.K., 23, pp. 67-74.

1940 - The biology of *Littorina littorea*. II. Zonation in relation to other Gastropods on stony and muddy shores.
J. mar. biol. Ass. U.K., 24, pp. 227-237.

1958 - Marine ecology.
J. Wiley and Sons, Inc. New-York.

1958 - Molluscs.
Hutchinson University library, London.

NATALE T. et SACCHI C.F.
1962 - Sur les relations entre le chimisme du sustratum, la densité des peuplements et la taille chez *Littorina neritoïdes* L. de la baie de Naples.
Publ. Stne Zool. Napoli, 32, pp. 133-144.

NAYEEMUNNISA
1972 - Aspects of nitrogen excretion during aestivation in the amphibious snail, *Pila globosa*. I. Evidence for neuroendocrine involvement in the pattern of excretion.
Comp. Biochem. Physiol., G.B., 42,n°4, pp. 1049-1053.

NAYLOR E.
1958 - Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity in *Carcinus maenas* (L.).
J. exp. Biol., pp. 35-602.

NEEDHAM J.
1931 - Chemical embryology.
Cambridge University Press.

1935 - Problems of nitrogen catabolism in Invertebrates. II Correlation between uricotelic metabolism and habitat in the phylum Molluska.
Biochem. J., 29, pp. 238-251.

1938 - Contributions of chemical physiology to the problem of reversibility in evolution.
Biol. Rev., 13, pp. 225-251.

1950 - Biochemistry and morphogenesis.
Cambridge Univ. Press.

NEMEC A.
1920 - Uber Uricase in Samen organismus,
Biochem. Zeit., 112, p. 286.

NEWCOMBE C.L. et KESSLER H.
1936 - Variations in growth indices of *Mya arenaria* L. on the atlantic coast of North America.
Ecology, 17, pp. 429-443.

NEWELL G.E.
1958 - The behaviour of *Littorina littorina* (L.) under natural conditions and its relation to position on the shore.
J. mar. biol. Ass. U.K., 37, pp. 229-239.

NEWELL N.D.
1965 - Classification of the Bivalvia.
Amer. Mus. Novit., n°2206, p. 25.

NEWELL R.C.
1970 - Biology of intertidal animals.
Logos Press Ltd, London.

NEWELL R.C. et PYE V.I.
1970 - Seasonal changes in the effect of temperature on the oxygen consumption of the winkle *Littorina littorea* (L.) and the mussel *Mytilus edulis* L.
Comp. Biochem. Physiol., G.B., 34,n°2, pp. 367-383.

1970 - The influence of thermal acclimation on the relation between oxygen consumption and temperature in *Littorina littorea* (L.) and *Mytilus edulis* L.
Comp. Biochem. Physiol., G.B., 34,n°2, pp. 385-397.

1971 - Temperature induced variations in the respiration of mitochondria from the winkle, *Littorina littorea* (L.).
Comp. Biochem. Physiol., G.B., 40,n°1, pp. 249-262.

1971 - Quantitative aspects of the relation-ship between metabolism and temperature in the winkle *Littorina littorea* (L.).
Comp. Biochem. Physiol., G.B., 38,n°4, pp. 635-650.

1971 - Variations in the relationship between oxygen consumption body size and summated tissue metabolism in the winkle *Littorina littorea*.
J. mar. biol. Ass. U.K., G.B., 51,n°2, pp. 315-338

NEWELL R.C., PYE V.I. et AHSANULLAH M.
1971 - The effect of thermal acclimation on the heat tolerance of the intertidal Prosobranchs *Littorina littorea* (L.) and *Monodonta lineata* (Da Costa).
J. exper. Biol., G.B., 54,n°2, pp. 525-533.

NORTH W.J.
1954 - Size distribution, erosive activities and gross metabolic efficiency of the marine intertidal snails *Littorina planaxis* and *Littorina scutulata*.
Biol. Bull., 106, pp. 185-197.

O'GOWER A.K. et MEYER G.R.
1965 - The ecology of six species of littoral gastropod Mollusca, II, Seasonal variations in the six populations.
Austral. J. Mar. Freshwat. res., 16,n°2, pp. 205-218.

1971 - The ecology of six species of littoral Gastropods, III, Diurnal and seasonal variations in densities and patterns of distribution in three environments.
Austral J. mar. Freswat. Res. Austral., 22,n°1, pp. 35-40.

ORRHAGE L.
1969 - On the growth of *Littorina littorea* (L.) (Prosobranchiata, Gasteropoda) and the occurence of *Polydora ciliata* (Johnston) *(Polychaeta sedentaria)*.
Zool. Bidr. Uppsala, 38, pp. 137-153.

ORTON J.H.
1929 - Observations on *Patella vulgata*. III. Habitat and habits.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 16, pp. 277-288.

1933 - Studies on the relation between organisms and environment.
Trans. lpool. biol. soc., 46, pp. 1-16.

ORTON J.H. et SOUTHWARD A.J.
1961 - Studies on the biology of limpets. IV. The breeding of *Patella depressa* Prenant on the North Cornish coast.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 41,n°3, pp. 653-662.

PALANT B. et FISHELSON L.
1968 - *Littorina punctata* (Gmelin) and *Littorina neritoides* (L.) *(Mollusca, Gastropoda)* from Israël : ecology and annual cycle of genital system.
Israël J. Zool., 17,n°2-3, pp. 145-160.

PARKER R.E. et LARKIN P.A.
1959 - A concept of growth in fishes.
J. Fish. Res. Board Canada, 16,n°5, pp. 721-745.

PATANE L.
1933 - Sul comportamento di *Littorina neritoides* L. mantenuta in ambiente subaero ed in altro condizioni sperimentali.
R. C. Accad. Lincei, 17, pp. 961-967.

1956 - Vita subaeroea e vita sommersa di *Littorina neritoides* L.
Atti accad. gionia, 10, pp. 33-38.

1957 - Cinesi e tropismi, anidre e anacrobiosi in *Littorina neritoides* L.
Bull. Accad. ginesia, 32, pp. 65-73.

PAUL K.G. et AVI-DOR Y.
1954 - The oxydation of uric acid with horse radish peroxidase.
Acta chem. Scand., 8, pp. 637-648.

PAULMIER G.
1965 - Le microplancton de la rivière d'Auray.
Rev. Tr. Inst. Pêches Mar., 29,n°2, pp. 211-224.

1972 - Seston - phytoplancton et phytobenthos en rivière d'Auray. Leur rôle dans le cycle biologique des huitres *(Ostrea edulis* L.).
Thèse Doct. Univ., Nantes.

PELSENEER P.
1896 - Les reins, les glandes génitales et leurs conduits chez les Mollusques.
Zool. Anzeiger., 19,n°499, pp. 140-145.

1911 - Recherches sur l'embryologie des Gastéropodes.
Mém. Acad. Belgique, 3.

1925 - La proportion relative des sexes chez les Mollusques.
Acad. Roy. Belgique Cl. Sci. Mém. Coll. in 8°, 8.

1926 - Notes d'embryologie malacologique.
Bull. Biol., 60, pp. 88-112.

1932 - L'hérédité progressive d'une variation individuelle. Un moyen de déterminer la durée de la vie des Mollusques.
C. R. Ass. Fr. Avanc. Sci., 56, pp. 288-289.

PELSENEER P.
1934 - La durée de la vie et l'âge de la maturité sexuelle chez certains Mollusques.
Ann. Soc. R. Zool., Belg., 54, pp. 93-104.

1935 - Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques.
Acad. R. Belg. cl. Sci. Publ., 1, pp. 1-662.

PERCIER A.
1969 - Les marquages des animaux marins.
Pêches marit., Fr., 48,n°1092, pp. 165-168.

PERES J.M.
1961 - Océanographie biologique et biologie marine. I. La vie benthique.
Presses Universitaires de France, Paris.

1963 - Océanographie biologique et biologie marine. II. La vie pélagique.
Presses Universitaires de France, Paris.

1967 - Les biocenoses benthiques dans le système phytal.
Rec. Trav. Stn. mar. Endoume, Bull. Fr., 42, pp. 3-113.

PERES J.M. et PICARD J.
1956 - Considérations sur l'étagement des formations benthiques.
Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, 18, p. 11.

1964 - Nouveau manuel de Bionomie benthique de la mer méditerranée.
Extrait Rec. Trav. Stat. Endoume, 31, p. 7.

1965 - Biotopes et biocénoses de la méditerranée occidentale comparés à ceux de la Manche et de l'Atlantique Nord Occidentale.
Arch. Zool. exo. et gén., 92, pp. 1-71.

PERRIER R.
1889 - Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes Prosobranches.
Thèse, Paris, 254 p.

PETERSEN C.G.J.
1958 - The yearly immigration of young plaice into the limfjord from the German Sea, etc. In Ricker, W.E., Handbook of computations for biological statistics of fish populations.
Bull. Fish. Res. Bd., Canada, 119, pp. 81-168.

PICKEN L.
1937 - The excretory mechanism in certain *Mollusca*.
Journ. Exptl. Biol., 14.

PIERON H.
1958 - De l'actinie à l'homme.
Presses Universitaires de France, 2 vol.

PIET J.F. et PIET R.
1863 - Recherches sur l'île de Noirmoutiers.
La Rochelle.

PILKINGTON M.C.
1971 - Eggs, larvae, and spawning in *Melaraphia cincta* (Quoy and Gaimard) and *Melaraphia oliveri* Finlay (*Littorinidae, Gastropoda*).
Austral. J. mar. Freshwat. Res., Austral., 22,n°2, pp. 79-90.

PLESSIS Y.
1961 - Ecologie de l'estran rocheux du Calvados : étude des biocénoses et recherches expérimentales.
Ann. Inst. Océanogra. Fr., 38,n°3, pp. 233-323.

POORE G.C.B.
1972 - Ecology of New Zeland abalones, *Haliotis* species (*Mollusca ; Gastropoda*).
New Zeal. J. mar. Freshwat. Res., 6,n°4, pp. 534-559.

POTTS W.T.W.
1967 - Excretion in the Molluscs.
Biol. Rev. Cambridge Philo. Soc., 42,n°1, pp. 1-41.

1969 - Aspects of excretion in the Molluscs.
in : Studies in the structure, physiology and ecology of Molluscs, edit. FRETTER, Academic Press, New York. pp. 187-192.

POTTS W.T.W. et PARRY G.
1964 - Osmotic and ionic regulation in Animals.
Pergamon Press, London.

POWELL H.T.
1965 - The distribution and ecology of some common intertidal plants and animals in Northern Norway.
Proceed of the 5th marine biological symposium in Göteberg, acta Universitatis Göthoburgensis. pp. 177-178.

PRAETORIUS E.
1948 - The enzymatic conversion of uric acid. Spectrophotometric analysis.
Biochem. Biophys. Acta, 2, pp. 602-613.

1949 - An enzymatic method for the determination of uric acid by ultraviolet spectrophotometry.
Scand. J. Clin. Lab. Invest., 1, pp. 222-230.

PRENANT A.
1923 - Faunule des *Lichina pygmaea*.
Bull. Soc. Zool. Fr., 1, pp. 231-236.

PRENANT M.
1927 - Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires. Associations de la faune fixée.
Trav. Stat. biol. Roscoff, 6, pp. 3-58.

1932 - Etudes de bionomie intercotidale. La baie et la pointe de Quiberon.
Trav. Stat. biol. Roscoff, fasc 10, pp. 37-103.

1934 - Adaptation, écologie et biocoenotique.
Actualité Sci. et ind. Paris, Hermann et Cie.

1934 - Modifications récentes de Flore et de Faune marines dans le Morbihan et la baie de Quiberon.
Bull. Océanogr. Monaco, n°648, pp. 1-8.

PREVOT G.
1967 - Contribution à l'étude des Cercaires de Prosobranches de la région marseillaise : *Cercaria mirabilicaudata* n. sp. (*Trematoda, Digena, Opisthorchioidea*) de *Cerithium vulgatum* Brug.
Bull. Soc. Zool. Fr., 92,n°3, pp. 515-523.

PROSSER C.L. et BROWN F.A.
1962 - Comparative animal physiology.
Saunders Company ed., London.

PRUDHOMME M.
- Parasites et commensaux des coquillages.
Rev. med. veter. Fr., 114,n°11, pp. 757-761.

PRUVOT G.
1897 - Essais sur les fonds et la faune de la Manche occidentale comparée à ceux du golfe du Lion.
Arch. Zool. exp. et gén., 5.

PRUVOT - FOL A.
1954 - Mollusques Opisthobranches.
Faune de France, Paris, 58.

PRZYLECKI J.
1923 - Présence et répartition de l'uréase chez les Invertébrés.
Arch. Intern. Physiol., 20.

1925 - La dégradation de l'acide urique chez les vertébrés I.
Arch. Intern. Physiol., 24, pp. 237-264.

1926 - La dégradation de l'acide urique chez les êtres vivants. V. La répartition et la dégradation de l'acide chez les Invertébrés.
Arch. Intern. Physiol., 27, pp. 159-202.

1928 - Préparation de l'uricase.
C. R. Soc. Biol., 98, p. 787.

PRZYLECKI J. et TRUSZKOWSKI R.
1928 - Mode d'action de l'uricase. Propriétés de l'uricase.
C. R. Soc. Biol., 98, pp. 789-790.

PURCHON R.D.
1968 - The biology of the Mollusca.
Pergamon Press, London.

PYE V.I. et NEWELL R.C.
1973 - Factors affecting thermal compensation in the oxidative metabolism of the winkle *Littorina littorea*.
Netherl. J. Sea Res., 7, pp. 411-420.

RAGHUPATHIRAMREDDY S. et SWAMI K.S.
1963 - Distribution of uric acid in the soft parts of the amphibious snail *Pila*.
J. An. Morph. Physiol., 10, pp. 154-157.

RAUEN H.M.
1953 - Chromatographie.
in Hoppe-Seyler/thierfelder, I, pp. 122-260.

RAZET P.
1961 - Recherches sur l'uricolyse chez les Insectes.
Thèse Doct. Rennes.

1966 - Les éléments terminaux du catabolisme azoté chez les Insectes.
Ann. Biol., 5, pp. 43-73.

RAZET P. et DAGOBERT C.
1967 - Sur les enzymes de la chaîne de l'uricolyse chez les Mollusques d'eau douce.
C. R. 91e congr. Nat. Soc. Sav. Rennes, 3, pp. 54-56.

1968 - Recherches des enzymes de la chaîne de l'uricolyse chez les Mollusques terrestres et dulçaquicoles.
Arch. Sc. Physiol., 22, pp. 173-181.

REMMERT H.
1968 - Die *Littorina* Arten. Kein Modell für die Enststehung der Landschnecken.
Oecologia, Allem., 2, pp. 1-6.

ROBERTSON J.D.
1964 - Osmotic and ionic regulation.
In "Wilbur & Yonge, Physiology of Mollusca", 1, pp. 283-311, Academic Press.

ROTHSCHILD M.
1941b - Observations on the growth and trematode infections of *Peringia ulvae* (Pennant), 1777, in a pood in the Tamar Saltings, Plymouth. *Parasitology*, 33, pp. 406-415.

ROUSSEAU Ph.
1877 - Catalogue des Mollusques marins, terrestres, des eaux douces et saumâtres de l'île de Ré.
Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest, 61, pp. 69-116.

RUMSEY T.J.
1972 - Osmotic and ionic regulation in a terrestrial snail, *Pomatias elegans (Gastropoda, Prosobranchia)* with a note on some tropical *Pomatiasidae*.
J. Exper. biol., 57,n°1, pp. 205-215.

1973 - Some aspects of osmotic and ionic regulation in *Littorina littorea* (L.) *(Gastropoda, Prosobranchia)*.
Comp. Biochem. Physiol., 45A, pp. 327-344.

SACCHI C.F.
1961 - Contribution à l'étude des rapports écologie-polychromatisme chez un Prosobranche intercotidal : *Littorina obtusata* L. à Roscoff.
Cah. Biol. Mar. Fr., 2,n°3, pp. 271-290.

1961 - Relazioni ecologia-policromatisme nel Prosobranco intercotidale *Littorina obtusata* (L.) à Roscoff. II. Ricerche biometriche.
Boll. di Zool., 28, pp. 517-528.

1963 - Contribution à l'étude des rapports écologie-polychromatitisme chez un Prosobranche intercotidal, *Littorina obtusata* L., III. données expérimentales et divers.
Cah. Biol. Mar. Fr., 4, pp. 299-313.

1964 - Problemi di ecologia e di evoluzione negli ambienti di marea.
Boll. di Zool., 31, pp. 147-238.

1966 - Contribution à l'étude des rapports entre variabilité et écologie chez un Prosobranche intertidal : *Littorina obtusata* (L.). V. Recherches dans le Plymouth Sound (Angleterre S.-W.).
Cah. Biol. Mar., 7, pp. 281-294.

1967 - Sur les variations du rapport du sexe au cours de l'année chez *Littorina obtusata* L. *(Gastropoda Prosobranchia)*.
C. R. Acad. Sci. Fr., 264,n°11, pp. 1504-1506.

1969 - Considérations écologiques sur les peuplements de marée : aspects généraux et problèmes méditerranéens.
Publ. Stne Zool. Napoli, Ital., 37, pp. 72-123.

1969 - Recherches sur l'écologie comparée de *Littorina obtusata* (L.) et de *Littorina mariae* Sacchi et Rast. *(Gastropoda Prosobranchia)* en Galicie et en Bretagne
Invest. pesquera, Esp., 33,n°1, pp. 381-414.

1970 - Ricerche biometriche sul dimorfismo sessuale della coppia di specie intertidali *Littorina obtusata* (L.) e *Littorina mariae* Sacchi et Rast. *(Gastropoda, Prosobranchia)* in Bretagne ed in Galizia.
Boll. Pesca Piscicolt. Idrobiol., Ital., 24 n°1, pp. 33-47.

1970 - Les épibiontes animaux de *Littorina obtusata* (L.) et de *Littorina mariae* Sacchi et Rast. (*Gastropoda, Prosobranchia*).
Cah. Biol. mar. Fr., 11,n°1, pp. 43-56.

SACCHI C.F.
1972 - Recherches sur l'écologie comparée de *Littorina obtusata* (L.) et de *Littorina mariae* Sacchi & Rast *(Gastropoda, Prosobranchia)*. II. Recherches sur la valence thermique.
Boll. Pesca Piscicolt. Idrobiol., Italy, 27,n°1, pp. 105-137.

1966 - *Littorina mariae* nov. sp. : les différences morphologiques et écologiques entre "nains" et "normaux" chez l' "espèce" *Littorina obtusata* (L.) *(Gastropoda, Prosobranchia)* et leur signification adaptative et évolutive.
Atti. Soc. ital. Sci. nat. Mus. civ. St. nat. Milano, 105,n°4, pp. 351-369.

SACCHI C.F. et TESTARD P.
1971 - Ecologie animale. Organismes et milieux.
Doin édit., Paris.

SAFRIEL U. et LIPKIN Y.
1965 - On the intertidal zonation of the rocky shores at Eilat (Red Sea, Israël).
Israel J. Zool., 13,n°4, pp. 187-190.

SANDEEN M.L., STEPHENS G.C. et BROWN F.A. jr.
1954 - Persistent daily and tidal rhythms of oxygen consumption in two species of marine snails.
Physiol. Zool., 27, pp. 350-356.

SAUDRAY Y. et JUIGNET-JARDIN M.
1964 - Etude bionomique des milieux marins et maritimes de la région de Luc-sur-mer. III. La roque-mignon : rocher des hauts niveaux à Luc-sur-mer.
Bull. Soc. Linn. Normandie, 10,n°5, pp. 175-176.

SAXENA B.B.
1953 - Arginase and uric acid in *Achatina fulica* (Fér.).
Curr. Sci., 22, p. 277.

1956 - Excretory constituents of the blood of *Pila globosa* (Swainson).
Arch. Intern. Physiol. Biochem. Belg., 64,n°4, pp. 578-582.

SCHNEIDER W.C. et HOGEBOOM G.B.
1952 - Intracellular distribution of enzymes. IX.
J. Biol. Chem., U.S.A., 195, p. 1616.

SERVAIN G.
1880 - Catalogue des coquilles marines recueillies à l'île d'Yeu.

1888 - Catalogue des coquilles marines recueillies à Concarneau et dans la baie de la Forest.

SHAW J.
1963 - Kinetic aspect of ion regulation in aquatic animals.
In View-points in Biology *2*, Butterworths.

SILBERZAHN N., STREIFF W., LE BRETON J. et LUBET P.
1969 - Rôle du complexe pédio-pleural dans la régression du pénis chez *Crepidula fornicata* Phil. et chez *Littorina littorea* L.
Gen and Comp. Endocrinol., 13.

SKOLOVA M.M. et BAKHTEEVA V.T.
1968 - Rôle de réabsorption de certains ions pendant l'élaboration urinaire chez les Mollusques et les Crustacés (en russe).
Zh. Evol. Biokhim. Fiziol., S.S.S.R., pp. 221-227.

SLOAN W.C.
1959 - A comparative study of nitrogen excretion in *Ceratodes cornuarietis* (L.) and *Pomacea paludosa* (Say) *(Pilidae Gastropoda)*. *Dissert. Abstr. U.S.A.*, 19,n°7, p. 1805.

1964 - The accumulation of nitrogenous compounds in terrestrial and aquatic eggs of Prosobranch snails. *Biol. Bull.*, 126,n°2, pp. 302-306.

SMITH J.E.
1955 - The dynamics of the zonation of the commun periwinkle *(Littorina littorea* L.) on a stony beach. *J. Anim. Ecol.*, 24, pp. 35-56.

SOURIE R.
1954 - Contribution à l'étude écologique des côtes rocheuses du Sénégal. Thèse, Paris.

SOUTHWARD A.J.
1953 - The ecology of some rocky shores on the south of the Isle of Man. *Proc. Lpool. Biol. Soc.*, 59,

1956 - The population balance between limpets and seaweeds on wave beaten rocky shores. *Rep. Mar. Biol. stat. Pt. Erin.*, 68, pp. 20-29.

1958 - The zonation of plants and animals on rocky shores. *Biol. rev.*, 33, pp. 137-177.

SOUTHWARD A.J. et CRISP D.J.
1954 - The distribution of certain intertidal animals around the Irish coat. *Proc. R. Irish Acad.*, 57, pp. 1-30.

SOUTHWARD A.J. et ORTON J.H.
1954 - The effects of wave action on the distribution and numbers of the commoner animals living on the Plymouth breakwater. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 33, pp. 1-19.

SPEEG K.V. et CAMPBELL J.W.
1968 - Purine biosynthesis and excretion in *Otala (Helix) lactea* : an evaluation of nitrogen excretory potential. *Comp. Biochem. Physiol., G.B.*, 26,n°2, pp. 579-595.

1968 - Formation and volatilization of ammonia by terrestrial snails. *Amer. J. Physiol.*, 214,n°6, pp. 1392-1402.

SPITZER J.M.
1937 - Physiologisch-okologische untersuchungen über den exkretsoffwechsel der Mollusken. *Zool. Jb.*, 57, pp. 457-496.

STEPHENSON T.A. et STEPHENSON A.
1949 - The universal features of zonation between tidemarks on rocky coasts. *J. Ecol.*, 38, pp. 289-305.

1961 - Life between tide-marks in North America. *J. Ecol.*, 49, pp. 1-29.

STICKLE W.B.
1973 - The reproductive physiology of the intertidal Prosobranch *Thais lamellosa* (Gmelin). I. Seasonal changes in the rate of oxygen consumption and body component indexes. *Biol. Bull., U.S.A.*, 144,n°3, pp. 511-524.

STREIFF W.

1966 - Autodifferenciation ovarienne chez un Mollusque Prosobranche hermaphrodite protandre : *Calyptraea sinensis* (L.).
C. R. Acad. Sci., 263,n°5, p. 539.

1967 - Recherches cytologiques et endocrinologiques sur le cycle sexuel de *Calyptraea sinensis* L. (Mollusque Prosobranche hermaphrodite protandre).
Thèse Doct. Sci. nat. Toulouse.

1971 - Analyse expérimentale du déterminisme de la morphogenèse et du cycle du tractus génital des Prosobranches.
Bull. Soc. Zool. Fr., 95,n°3, pp. 451-460.

STREIFF W. et LE BRETON J.

1970 - Etude endocrinologique des facteurs régissant la morphogenèse et la régression du pénis chez un Mollusque Prosobranche gonochorique *Littorina littorea* L.
C. R. Acad. Sci., 270,n°3, pp. 547-549.

1970 - Etude comparee en culture *in vitro* des facteurs responsables de la morphogenèse et de la régression du tractus génital mâle externe chez deux Mollusques Gastéropodes Prosobranches : *Crepidula fornicata* Phil. (espèce protandre) et *Littorina littorea* L. (espèce gonochorique).
C. R. Acad. Sci., Fr., 270,n°4, pp. 632-634.

STREIFF W., LUBET P. et DROSDOWSKY M.

1971 - Endocrinologie de la différenciation sexuelle chez les Mollusques Prosobranches.
Ann. Inst. Michel Pacha. Fr., 4, pp. 17-34.

STRUHSAKER J.W.

1966 - Breeding, spawning, spawning periodicity and early development in the hawaiien *Littorina : Littorina pintado* (Wood), *Littorina picta* Philippi and *Littorina scabra* (L.).
Proc. Malacol. Soc. London, 37,n°3, pp. 137-166.

SULIMA A.

1914 - Beitrage zur kenntnis des Harnsauerstoffwechsels niederer tiere.
Z. Biol., 63, pp. 223-244.

SWAN E.F.

- The growth of the clam *Mya arenaria* as affected by the substratum.
Ecology, U.S.A., 33, pp. 530-534.

TASLE

1867 - Catalogue des Mollusques observés dans le département du Morbihan.
Vannes.

1868 - Catalogue des Mollusques observés dans l'Atlantique français.
Ann. Acad. Sci. Nat., Acad. de la Rochelle, 8, pp. 55-144.

1870 - Supplément au catalogue des Mollusques observés dans l'Atlantique français.
Ann. Acad. Sci. Nat., Acad. de la Rochelle, 9, pp. 167-227.

TATTERSALL W.M.

1920 - Notes on the breeding habits and life history of the periwinkle.
Sci. Invest. Fish. Br. Ire., 1, pp. 1-11.

TERROINE

1960 - Le métabolisme nucléique.
Ed. du C.N.R.S., Paris.

TEISSIER G.
1937 - Les lois quantitatives de la croissance, Actualités Scientifiques et Industrielles, Paris, 455.

1948 - La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique.
Biometrics, 4, pp. 14-53.

THIELE J.
1963 - Handbuch der systematischen Weichtierkunde,
Ascher Co., Iena.

THIRIOT-QUIEVREUX C.
1967 - Description de quelques véligères planctoniques de Gastéropodes.
Vie et Milieu, Fr., 18,n°2, pp. 303-315.

1967 - Variations saisonnières qualitatives des Gastéropodes dans le plancton de la région de Banyuls-sur-Mer (novembre 1965 - novembre 1966).
Vie et Milieu, Fr., 18,n°2, pp. 331-342.

THORSON G.
1936 - The larval development, growth and metabolism of arctic marine bottom Invertebrates compared with those of other seas.
Medd. om Gronland, 100, 155 p.

1944 - Zoology of east Greenland, Marine Gastropoda, Prosobranchiata.
Med. Gronland., 121,n°13.

1946 - Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund).
Medd. Komm. Havundersog., 4,n°1, p. 523.

1950 - Reproductive and larval ecology of marine bottom Invertebrates.
Biol. Rev., 25, pp. 1-45.

TODD M.E.
1962 - Osmoregulatory studies on several Invertebrates.
Ph. D Thesis, University of Glasgow.

1964 - Osmotic balance in *Littorina littorea, Littorina littoralis* and *Littorina saxatilis (Littorinidea).*
Physiol. Zool. U.S.A., 37,n°1, pp. 33-44.

TOPPING F.L. et FULLER J.L.
1942 - The accommodation of some marine Invertebrates to reduced osmotic pressures.
Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 82, pp. 372-384.

TRAMELL P.R. et CAMPBELL J.W.
1970 - Nitrogenous excretory products of the giant south American land snail, *Strophocheilus oblongus.*
Comp. Biochem. Physiol., G.B., 32,n°3, pp. 569-571.

1972 - Arginine and urea metabolism in the South American land snail, *Strophocheilus oblongus.*
Comp. Biochem. Physiol., 42,n°3, pp. 439-449.

TRUSZKOWSKI R.
1928 - Les diastases purinolytiques des Invertébrés. Sangsues et Anodontes.
C. R. Soc. Biol., 98, p. 1048.

TRUSZKOWSKI R. et CHAJKINOWNA S.
1935 - Nitrogen metabolism of certain Invertebrates,
Biochem. J., 29, pp. 2361-2365.

TURCHINI J.
1923 - Contribution à l'étude de l'histologie comparée de la cellule rénale, L'excrétion urinaire chez les Mollusques. Thèse Doct., Paris.

UNDERWOOD A.J.
1972 - Tide-model analysis of the zonation of intertidal Prosobranchs. II. Four species of trochids (*Gastropoda ; Prosobranchia*). *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, 9,n°3, pp. 257-277.

1972 - Spawning, larval development and settlement behaviour of *Gibbula cineraria (Gastropoda ; Prosobranchia)* with a reappraisal of torsion in Gastropods. *Mar. Biol.*, 17,n°4, pp. 341-349.

1972 - Tide-model analysis of the zonation of intertidal Prosobranchs. I. Four species of *Littorina* (L.). *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, 9,n°3, pp. 239-255.

1972 - Observations on the reproductive cycle of *Monodonta lineata*, *Gibbula umbilicalis* and *Gibbula cineraria*. *Mar. Biol.*, 17,n°4, pp. 244-340.

1973 - Studies on zonation of intertidal Prosobranch Molluscs in the Plymouth region. *J. Animal. Ecol., G.B.*, 42,n°2, pp. 353-372.

Van COILLIE R., ROUSSEAU A. et Van COILLIE-BARON G.
1973 - Rythmicité enzymatique saisonnière chez un Gastéropode d'eau douce. *Ann. Limnol., Fr.*, 9,n°1, pp. 1-10.

Van DER DRIFT C., WINDT F.E. (de) et VOGELS G.D.
1970 - Allantoate hydrolysis by allantoate amidohydrolase. *Arch. Biochem. Biophys.*, 136, pp. 273-279.

Van DONGEN A.
1956 - The preference of *Littorina obtusata* for fucaceae. *Arch. Neerl. Zool.*, 11, pp. 373-386.

Van WEEL P.B.
1974 - Hepatopancreas? *Comp. Biochem. Physiol., G.B.*, 47A,n°1, pp. 1-9.

VELLAS F. et BRUNEL A.
1960 - Sur le dosage des uréides glyoxyliques chez les végétaux : Acide allantoïque. *C. R. Acad. Sci.*, 250, pp. 2424-2426.

VERMEIJ G.J.
1972 - Intraspecific shore-level size gradients in intertidal Molluscs. *Ecology*, 53,n°4, pp. 694-700.

1973 - Morphological patterns in high-intertidal Gastropods : adaptive strategies and their limitations. *Mar. Biol., Germay*, 20,n°4, pp. 319-346.

Von BERTALANFFY L.
1938 - A quantitative theory of aorganic growth. *Hum. Biol.*, 10,n°2, pp. 181-213.

1961 - Les problèmes de la vie. Edit. Gallimard, Paris.

VUILLEUMIER F. et MATTEO M.B.
1972 - Esterase polymorphisms in european and american population of the periwinkle, *Littorina littorea (Gastropoda)*.
Separatum experientia, 25, p. 1241.

WHITTAKER R.H., LEVIN S.A. et ROOT R.B.
1973 - Niche, habitat and ecotope. Etude historique et critique des differents concepts, de leur confusion et des conséquences de cette confusion. Des définitions nouvelles sont proposées.
Amer. Naturalist. U.S.A., 107,n°955, pp. 321-338.

WIECHOWSKI W.
1913 - Die purinstoffe und das allantoïne.
In Neubauer-Huppert Analyse des Harns, Wiesbaden. II., pp. 904-1080.

WIENER H.
1902 - Uber die Synthese Bildung der Harnsaüre in Tierkörper.
Beitr. Chem. Physiol. u. Pathol., 2, pp. 42-85.

WILBUR K.M. et OWEN G.
1964 - Growth : *in* Physiology of Mollusca.Wilbur et Younge
Wilbur et Younge edit., 1, pp. 211-242.

WILBUR K.L. et YOUNGE C.M.
1964 - Physiology of Mollusca.
Academic Press New York and London.

WILLIAMS E.E.
1964 - The growth and distribution of *Littorina littorea* (L.) on a rocky shore in Wales.
J. Anim. Ecol., 33, pp. 413-432.

1970 - Seasonal variations in the biochemical composition of the edible winkle *Littorina littorea* (L.).
Comp. Biochem. Physiol., G.B., 33,n°3, pp. 655-661.

WOLCOTT T.G.
1973 - Physiological ecology and intertidal zonation in limpets *(Acmaea)* : a critical look at "limiting factors".
Biol. Bull., U.S.A., 145,n°2, pp. 389-422.

WURZINGER K.H. et HARTENSTEIN R.
1974 - Phylogeny and correlations of aldehyde_oxidase, xanthine_oxidase, xanthine_dehydrogenase and peroxidase in animal tissues.
Comp. Biochem. Physiol., 49B, pp. 171-185.

ZANN L.P.
1973 - Relationships between intertidal zonation and circatidal rythmicity in littoral Gastropods.
Mar. Biol., Germ., 18,n°3, pp. 243-250.

ZIMMERMANN R.
1956 - Nachweis und Trennung von Allantoin, Allantoïnsaüre, Harnstoff und Glyoxylsaüre durch Papiereïektrophorese.
Naturwissenschaffen, Dtsch., 43, p. 399.

TABLE DES MATIÈRES.

Page

INTRODUCTION GENERALE. 1

PREMIERE PARTIE : BIOLOGIE ET ECOLOGIE. 9

Chapitre I : LA POINTE ROCHEUSE DE PENVINS. 11

A - SITUATION GEOGRAPHIQUE. 11

B - GEOLOGIE. 15

C - PROFIL DU ROCHER. 16

D - CLIMAT. 19

1) Température. 19

2) Pluviosité. 20

3) Humidité relative. 22

4) Pression atmosphérique. 23

5) Vents. 24

6) Insolation. 25

7) Caractéristiques du climat de la région de Penvins. 25

E - HYDROLOGIE. 26

1) Température de l'eau de mer. 26

2) pH. 27

3) Salinité. 27

4) Oxygène dissous. 28

5) Courants. 29

6) Importance de la marée. 29

F - VEGETATION DU DOMAINE ROCHEUX INTERTIDAL. 30

1) Les algues. 30

a - *Les Fucales.* 32

b - *Les Laminaires.* 32

c - *Les algues des cuvettes.* 32

d - *Les autres algues*. 33

2) Les Lichens. 33

Chapitre II : REPARTITION DES DIFFERENTS MOLLUSQUES EN FONCTION DU MODE ET DU NIVEAU COTIDAL. CAS PARTICULIER DES LITTORINES. 35

METHODES DE TRAVAIL. 37

1) Récolte des animaux. 37

2) Tri au laboratoire. 37

3) Nomenclature. 37

4) Traitement des données. 37

a - *Fréquence*. 37

b - *Présence*. 38

c - *Dominance*. 38

d - *Dominance-présence*. 39

e - *Fidélité*. 39

A - REPARTITION EN MODE SEMI-BATTU. 39

1) Répartition selon le niveau cotidal. 40

2) Conclusion. 56

B - REPARTITION EN MODE BATTU. 60

1) Répartition selon le niveau cotidal. 61

2) Conclusion. 70

C - REPARTITION EN MODE ABRITE. 74

1) Répartition selon le niveau cotidal. 74

2) Conclusion. 78

D - ESSAI D'EXPLICATION DE LA REPARTITION DES MOLLUSQUES INFEODES AU SUBSTRAT ROCHEUX. CAS DES LITTORINES. 81

1) Facteurs conditionnant la répartition verticale des Mollusques et, en particulier, des Littorines. 82

2) Variation avec le niveau cotidal. 83

3) Variation avec le mode. 85

4) Variation avec la saison. 88

CONCLUSION. 89

Chapitre III : CROISSANCE ET LONGEVITE. 91

ETAT DE LA QUESTION. 91

PRINCIPAUX FACTEURS AGISSANT SUR LA CROISSANCE. 92

1) Température et latitude. 92

2) Niveau cotidal. 93

3) Agitation de l'eau et mode. 93

4) Nature du substratum. 94

5) Facteurs trophiques. 94

6) Longévité. 94

7) Influence du cycle reproducteur. 94

METHODES D'ETUDE DE LA CROISSANCE. 95

A - TECHNIQUES UTILISEES. 96

1) Prélèvements et tri. 96

2) Appareils utilisés et mesures effectuées. 97

3) Critères d'appréciation de l'état de maturité sexuelle. 98

B - CROISSANCE RELATIVE DE LA HAUTEUR DE LA COQUILLE EN FONCTION DU DIAMETRE DE L'OUVERTURE DU PERISTOME. 99

1) Méthode d'étude. 99

2) Résultats chez *Littorina neritoides* (L.). 102

3) Résultats chez *Littorina saxatilis* (Olivi). 107

4) Résultats chez *Littorina littorea* (L.). 114

5) Résultats chez *Littorina littoralis* (L.). 120

C - INFLUENCE DU NIVEAU COTIDAL ET DU MODE SUR LA CROISSANCE RELATIVE DE LA HAUTEUR DE LA COQUILLE EN FONCTION DU DIAMETRE DE L'OUVERTURE DU PERISTOME. 125

D - CROISSANCE LINEAIRE ABSOLUE ET LONGEVITE. 129

1) Méthode d'étude. 129

2) Résultats chez *Littorina neritoides* (L.). 134

3) Résultats chez *Littorina saxatilis* (Olivi). 137

4) Résultats chez *Littorina littorea* (L.). 140

5) Résultats chez *Littorina littoralis* (L.). 143

6) Comparaison de la croissance et de la longévité chez les Littorines étudiées. 145

CONCLUSION . 147

Chapitre IV : BIOLOGIE DU DEVELOPPEMENT ET EVOLUTION DEMOGRAPHIQUE. 149

A - PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES BIOTOPES A *LITTORINIDAE*. 149

1) Situation, profil et revêtement végétal. 149

2) Répartition verticale des Littorines. 151

3) Durées d'émersion et d'immersion des Littorines. 151

4) Température et humidité au niveau des habitats de chaque espèce de Littorines . 152

a - Habitat de *Littorina neritoides* (L.). 155

b - Habitat de *Littorina saxatilis* (Olivi). 155

c - Habitat de *Littorina littorea* (L.). 158

d - Habitat de *Littorina littoralis* (L.). 158

5) Rôle "isolateur" des algues, des blocs et des galets. 161

6) Etude des cuvettes intertidales. 165

7) Principales caractéristiques du biotope des Littorines durant la phase nocturne. 167

B - DONNEES AUTO-ECOLOGIQUES, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE POPULATIONS DE *LITTORINA NERITOIDES* (L.). 168

1) Cycle biologique. 168

2) Sex-ratio . 171

3) Cycle reproducteur. 173

4) Rythme d'activité et activité motrice. 173

5) Structure et évolution démographiques. 174

C - DONNEES AUTO-ECOLOGIQUES, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE POPULATIONS DE *LITTORINA SAXATILIS* (Olivi). 178

1) Cycle biologique. 178

2) Sex-ratio. 179

3) Cycle reproducteur. 180

4) Rythme d'activité et activité motrice. 185

5) Distribution spatiale. 185

6) Structure et évolution démographiques. 185

D - DONNEES AUTO-ECOLOGIQUES, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE POPULATIONS DE *LITTORINA LITTOREA* (L.). 187

1) Cycle biologique. 187

2) Sex-ratio. 189

3) Cycle reproducteur. 190

4) Rythme d'activité et activité motrice. 193

5) Homing. 194

6) Distribution spatiale. 197

7) Influence du mode sur l'écologie. 197

8) Structure et évolution démographiques. 199

9) Migration des jeunes. 200

E - DONNEES AUTO-ECOLOGIQUES, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE POPULATIONS DE *LITTORINA LITTORALIS* (L.). 209

1) Cycle biologique. 209

2) Sex-ratio. 210

3) Cycle reproducteur. 211

4) Rythme d'activité et activité motrice. 213

5) Distribution spatiale. 213

6) Structure et évolution démographiques. 213

DEUXIEME PARTIE : RECHERCHES ECOPHYSIOLOGIQUES : PROBLEMES DE L'EAU ET DE L'EXCRETION AZOTEE. 219

ETAT DE LA QUESTION. 220

A - DONNEES GENERALES SUR L'EXCRETION AZOTEE CHEZ LES ANIMAUX. 220

1) Importance des catabolismes nucléique et protidique. 220

2) Relations entre l'excrétion azotée, l'écologie et la phylogénie. 223

3) Enzymes et catabolites de l'uricolyse. 224

B - RAPPEL DES TRAVAUX ANTERIEURS CONCERNANT L'EXCRETION AZOTEE DES GASTEROPODES PROSOBRANCHES ET,EN PARTICULIER, DES LITTORINES. 226

1) Généralités de l'excrétion azotée des Gastéropodes. 226

2) L'excrétion azotée des Prosobranches. 226

a - *Espèces terrestres et dulçaquicoles.* 226

b - *Espèces marines et, en particulier, Littorinidae.* 227

Chapitre V : MATERIEL ET TECHNIQUES. 229

A - MATERIEL ANIMAL. 229

1) Espèces étudiées. 229

2) Récolte des animaux. 229

3) Préparation du matériel. 230

4) Importance de l'échantillon étudié. 237

B - TECHNIQUES ANALYTIQUES. 237

1) Mise en évidence des catabolites azotés par chromatographie sur papier. 237

a - *Principe.* 237

b - *Recherche des uréides glyoxyliques et de l'urée.* 238

c - *Recherche des purines et de l'acide urique.* 238

2) Techniques d'analyse biochimique. 238

a - *Recherche des catabolites azotés.* 238

-- *Acide urique.* 239

-- *Acide allantoïque.* 240

-- *Allantoïne.* 241

-- *Ammoniaque.* 241

-- *Urée.* 242

b - *Recherches des enzymes de l'uricolyse.* 243
-- *Uricase.* 243
-- *Allantoïnase.* 244
-- *Allantoïcase.* 244
-- *Uréase.* 245

c - *Dosage de l'azote total.* 245

C - METHODE DE RECOLTE DES EXCRETA. 246

1) Principe de la technique utilisée. 246

2) Excreta solides. 249

3) Discussion de la méthode. 249

D - DETERMINATION DE LA TENEUR EN EAU. 253

E - EXPRESSION DES RESULTATS. 253

1) Généralités et importance des paramètres de référence. 253

2) Activités enzymatiques. 254

3) Catabolites azotés présents dans l'animal. 255

4) Catabolites azotés excrétés. 255

Chapitre VI : EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU DES TISSUS ET FACTEURS ABIOTIQUES. 257

A - LE METABOLISME DE L'EAU ET L'OSMOREGULATION CHEZ LES GASTEROPODES PROSOBRANCHES MARINS, ET, EN PARTICULIER, LES *LITTORINIDAE*. 257

B - EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU ET CYCLE DE LA MAREE. 260

1) Résultats obtenus chez *Littorina littorea* (L.),adulte. 260

a - *Teneur en eau.* 260
b - *Enzymes de l'uricolyse.* 261
c - *Catabolites azotés présents dans l'animal.* 262
d - *Catabolites azotés excrétés.* 265
e - *Excreta solides rejetés par l'animal.* 266

2) Résultats obtenus chez *Littorina neritoides*(L.),adulte. 266

a - *Teneur en eau.* 266
b - *Enzymes de l'uricolyse.* 267

c - *Catabolites azotés présents dans l'animal.* 269
d - *Catabolites azotés excrétés.* 271
e - *Excreta solides rejetés par l'animal.* 273

3) Résultats obtenus chez *Littorina saxatilis* (Olivi),adulte. 273

a - *Teneur en eau.* 273
b - *Enzymes de l'uricolyse.* 274
c - *Catabolites azotés présents dans l'animal.* 275
d - *Catabolites azotés excrétés.* 276
e - *Excreta solides rejetés par l'animal.* 278

4) Résultats obtenus chez *Littorina littoralis* (L.), adulte. 278

a - *Teneur en eau.* 278
b - *Enzymes de l'uricolyse.* 279
c - *Catabolites azotés présents dans l'animal.* 280
d - *Catabolites azotés excrétés.* 282
e - *Excreta solides rejetés par l'animal.* 283

C - EXCRETION AZOTEE ET DUREE D'EXONDATION. 284

1) Chez *Littorina littorea* (L.), adulte. 284

2) Chez *Littorina neritoides* (L.), adulte. 285

3) Chez *Littorina saxatilis* (Olivi), adulte. 286

4) Chez *Littorina littoralis* (L.), adulte. 286

D - EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU ET CYCLE SAISONNIER . 289

1) Résultats obtenus chez *Littorina littorea* (L.), adulte . 290

a - *Teneur en eau .* 290
b - *Enzymes de l'uricolyse.* 290
c - *Catabolites azotés présents dans l'animal.* 291
d - *Azote total.* 293

2) Résultats obtenus chez *Littorina neritoides* (L.),adulte. 293

a - *Teneur en eau.* 293
b - *Enzymes de l'uricolyse.* 294
c - *Catabolites azotés présents dans l'animal.* 295
d - *Azote total.* 295

3) Résultats obtenus chez *Littorina saxatilis* (Olivi),adulte. 296

a - *Teneur en eau.* 296
b - *Enzymes de l'uricolyse.* 296
c - *Catabolites azotés présents dans l'animal.* 297
d - *Azote total.* 298

4) Résultats obtenus chez *Littorina littoralis* (L.),adulte. 299

a - *Teneur en eau.* 299
b - *Enzymes de l'uricolyse.* 300
c - *Catabolites azotés présents dans l'animal.* 300
d - *Azote total.* 301

E - AUTRES FACTEURS ECOLOGIQUES POUVANT INFLUER SUR L'EXCRETION AZOTEE. 302

1) La nature de l'habitat. 302

2) Le photopériodisme. 303

a - *Teneur en eau.* 303
b - *Enzymes et catabolites azotés de l'uricolyse.* 304

3) La thermo-hygrométrie. 305

CONCLUSION. 306

Chapitre VII : EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU DES TISSUS ET FACTEURS BIOTIQUES. 311

A - EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU ET AGE. 311

1) Protocole expérimental. 311

2) Résultats chez *Littorina littorea* (L.) 312

a - *Teneur en eau.* 312
b - *Enzymes de l'uricolyse.* 314
c - *Catabolites azotés présents dans l'animal.* 315
d - *Catabolites azotés excrétés.* 317
e - *Bilan de l'excrétion azotée urique et ammoniacale.* 318

3) Résultats chez *Littorina saxatilis* (Olivi) 319

a - *Teneur en eau.* 320
b - *Enzymes de l'uricolyse.* 320
c - *Catabolites azotés présents dans l'animal.* 322
d - *Catabolites azotés excrétés.* 323

e - *Bilan de l'excrétion azotée urique et ammoniacale.* 325

4) Résultats chez *Littorina littoralis* (L.). 326

a - *Teneur en eau.* 326

b - *Enzymes de l'uricolyse.* 327

c - *Catabolites azotés présents dans l'animal.* 328

d - *Catabolites azotés excrétés.* 330

e - *Bilan de l'excrétion azotée urique et ammoniacale.* 330

B - EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU ET SEXE. 332

C - EXCRETION AZOTEE, TENEUR EN EAU ET CYCLE REPRODUCTEUR. 333

CONCLUSION. 335

Chapitre VIII : ORGANES IMPLIQUES DANS L'EXCRETION AZOTEE. 337

A - APPAREIL EXCRETEUR. 337

B - FORMATION DE L'URINE. 338

C - PRINCIPAUX ORGANES INTERVENANT DANS L'EXCRETION AZOTEE. CHEZ *LITTORINA LITTOREA* (L.), ADULTE. 339

CONCLUSION. 342

CONCLUSION GENERALE. 345

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE. 355

SOMMAIRE. 391

VU :

Le Président de la Thèse.

P. RAZET.

VU :

Le Directeur de Thèse.

P. RAZET

VU et APPROUVE

RENNES, le 5/12/74

Le Directeur de l'U.E.R.

P. RAZET.

VU pour autorisation de soutenance n° 75.2.1.

RENNES, le 24 Janvier 1975

Le Président de l'Université de RENNES,

C. CHAMPAUD

SIGILLVM VNIVERSITATIS REDONENSIS